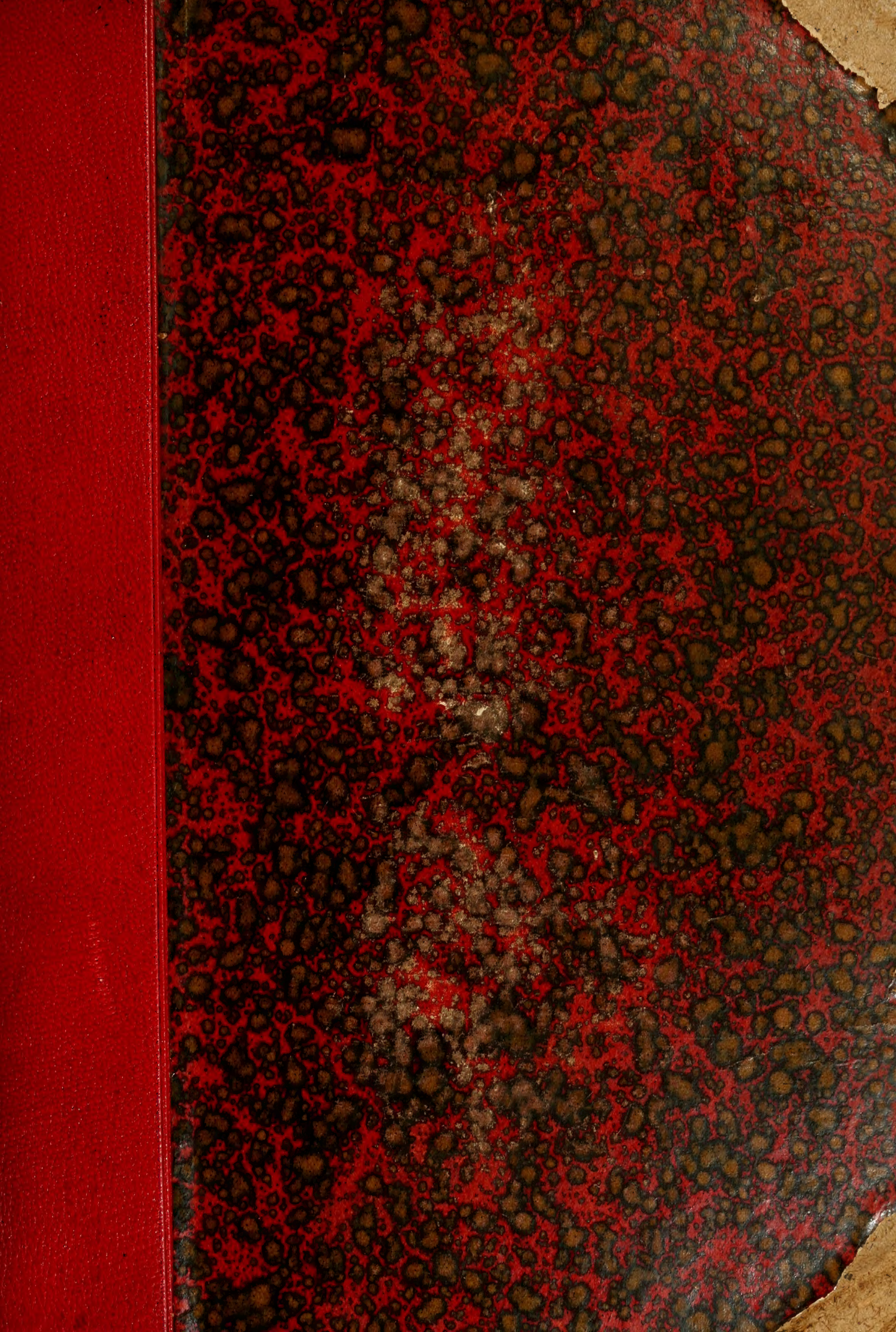


ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÊTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1910

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI. — N° 1.

[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XI et XII.]

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en Mai 1910
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES ANACARDIACÉES DE LA TRIBU DES MANGIFÉRÉES

Par M. A. GORIS

Cette étude, entreprise à l'instigation de M. Lecomte, qui a spécialement étudié les Anacardiacées d'Indo-Chine, a eu surtout pour but de rechercher si les caractères anatomiques tirés de la feuille pouvaient, en ce qui concerne la détermination de ces végétaux, venir en aide aux caractères tirés de la morphologie florale.

En outre, comme nous avions à notre disposition un assez grand nombre de tiges, nous en avons profité pour en examiner aussi la structure. Toutefois l'anatomie de ces organes ayant été soigneusement décrite par M. Jadin (1), nous serons très bref sur cette partie de notre étude. Nos recherches confirment d'ailleurs celles du distingué professeur de Montpellier, mais elles ne peuvent être d'une grande utilité taxinomique, tandis que dans la structure de la feuille, au contraire, on peut trouver des caractères utiles à la diagnose des genres.

On sait que la tribu des Mangiférées se classe de la façon suivante :

Mangiférées. 5 carpelles libres ou un seul ; feuilles toujours simples.

A. — 5 carpelles, dont un seul fertile........................ *Buchanania.*
B. — Un seul carpelle.
  α. Feuilles alternes.
    † Étamines 10-5, dont 4-1 fertiles, les autres avortées.
      1. Pédicelle renflé sous le fruit.......... *Anacardium.*
      2. Pédicelle non renflé sous le fruit...... *Mangifera.*

(1) Jadin, Contribution à l'étude des Térébinthacées. *Thèse Pharm.*, Montpellier, 1894, in-4°, 97 pages.

††† Étamines 3, toutes fertiles; drupe globuleuse, ovoïde.
1. Pétales sessiles non accrescents........ *Gluta.*
2 Pétales accrescents sous le fruit....... *Swintonia.*
††† Étamines nombreuses ; pétales accrescents. *Melanorrhea.*
β. Feuilles opposées.............................. *Bouea.*

Au cours de l'exposé des recherches histologiques qui font l'objet de ce travail nous suivrons un ordre un peu différent, réservant ainsi la possibilité de grouper les genres présentant entre eux des affinités anatomiques.

Quand le matériel était suffisant, les études ont porté sur plusieurs échantillons de la même plante et sur des feuilles de provenance différente. Nous avons toujours noté très soigneusement l'origine de l'échantillon d'herbier, ce qui rend possible les comparaisons en cas de contestations ultérieures.

BUCHANANIA

Espèces étudiées. — *B. acuminata* Turcz., Herb. Dr Harmand, n° 370. — *B. florida* Schauer (sous le nom de *B. arborescens* Blume). — *B. florida* var. *Cumingii* Engl., Philippines. — *B. florida* var. *lucida* Engl. — *B. florida* var. *arborescens* Engl. — *B. insignis* Blume. — *B. Lanzan* Spreng. (sous le non de *B. angustifolia* Roxb.). — *B. Lanzan* Spreng., voyage de Gaudichaud sur la « Bonite ». — *B. latifolia* Roxb., Indes. — *B. mangoïdes* F. Muell., Melbourne. — *B. microphylla* Engl. — *B. pallida* Pierre, Herb. Pierre, n° 1675. — *B. platyneura* Kurz. — *B. reticulata* Hance. — *B. sessilifolia* Blume.

Tiges. — Parenchyme cortical épais le plus souvent sans cellules seléreuses (*B. reticulata*, *B. latifolia*, *B. platyneura*, *B. microphylla*, *B. florida* var. *lucida*, *B. florida* var. *arborescens*), quelquefois avec de rares éléments seléreux (*B. florida*, *B. arborescens*) ou même, dans le *B. insignis*, réunis en assez grand nombre pour former une sorte de gaine annulaire. Cette ligne seléreuse est située près l'assise subéro-phellodermique qui se forme elle-même dans la quatrième ou cinquième assise du parenchyme cortical. Des fibres péricycliques groupées en arcs protègent les canaux sécréteurs du liber primaire ; ces arcs sont plus ou moins développés suivant les espèces,

presque toujours isolés, et très rarement réunis les uns aux autres en un anneau continu, sauf dans le *B. Lanzan*.

Liber secondaire sans éléments de soutien dans les tiges jeunes, partagé plus tard par un (*B. platyneura*, *B. insignis*, *B. latifolia*, *B. florida* var. *lucida*, *B. florida* var. *Cumingii*) ou deux (*B. reticulata*) (fig. I) anneaux concentriques d'amas plus ou moins volumineux de fibres libériennes, en dedans desquels se trouvent répartis des canaux sécréteurs de faible dimension. Le bois est fortement lignifié avec rayons médullaires unisériés et moelle légèrement sclérifiée, pourvue de canaux sécréteurs énormes vers la périphérie.

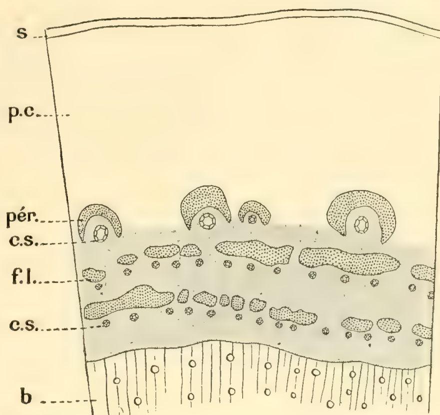


Fig. I. — Tige de *Buchanania reticulata* Hance. — *s*, suber ; *p. c*, parenchyme cortical ; *pér*, péricycle ; *c. s*, canal sécréteur ; *f. l*, libériennes ; *b*, bois. Gr. = 30 D.

Màcles et cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans tous les parenchymes, mais en proportion variable ; rares dans les *B. Lanzan*, *B. platyneura*, *B. insignis*, plus abondants dans les autres espèces étudiées.

Feuille. — NERVURE MÉDIANE. — Nervure proéminente sur les deux faces, offrant la structure générale observée chez les Mangiférées, toutefois avec parenchyme dépourvu de cellules scléreuses. Système fasciculaire formé de deux arcs libéroligneux complètement entourés par un péricycle fibreux commun. Canaux sécréteurs dans le péridesme.

Poils tecteurs de deux sortes, les uns courts, les autres plus développés, mais toujours unicellulaires. Ces poils n'existent que chez un très petit nombre d'espèces (*B. microphylla*, *B. reticulata*, *B. pallida*).

Chez les autres les poils manquent, mais il importe de faire remarquer que les feuilles étudiées étaient adultes.

Limbe. — La structure en est assez variable et on peut y trouver trois types très distincts.

Chez les *B. latifolia*, *B. Lanzan*, le mésophylle est bifacial,

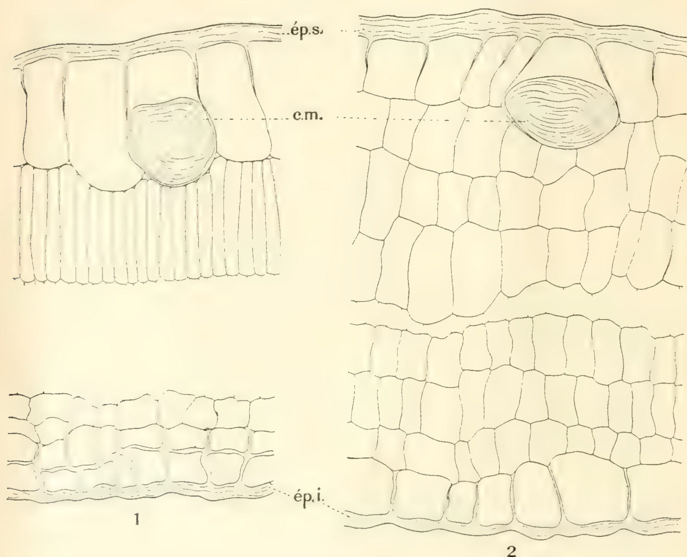


Fig. II. — 1, structure du limbe de la feuille de *B. Lanzan* Spreng ; 2, feuille de *B. Lanzan* Spreng, sous le nom de *B. angustifolia* Roxb. ; *ép.s*, épiderme supérieur ; *ép.i*, épiderme inférieur ; *c. m*, cellule à mucilage. Gr. = 325 D.

avec une rangée de cellules palissadiques très développées occupant à elles seules plus de la moitié de l'épaisseur du limbe (fig. II, 1).

Les *cellules épidermiques supérieures*, *volumineuses*, ont la paroi externe fortement épaissie et cutinisée et les parois latérales au contraire minces et cellulosiques ; les cellules de l'épiderme inférieur, de dimensions restreintes si on les compare aux précédentes, ont une cuticule également très développée. Un certain nombre de ces *cellules épidermiques*, particulièrement à *l'épiderme supérieur*, *renferment du mucilage* (fig. III, 1, 2, 3).

Les poils tecteurs sont rares et les màcles d'oxalate de calcium abondantes dans le parenchyme lacuneux.

Les *B. reticulata*, *B. pallida*, présentent la même structure,

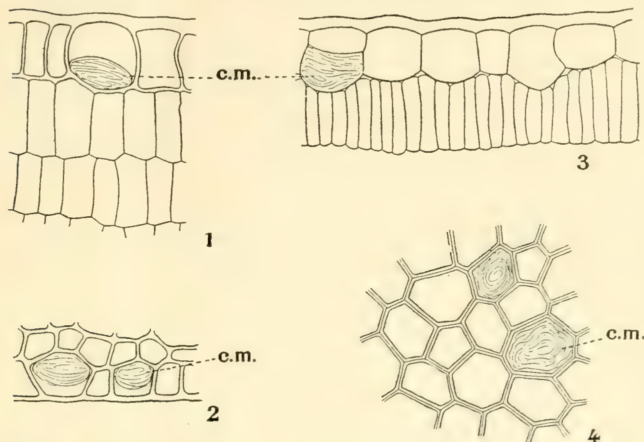


Fig. III. — 1, épiderme supérieur et assises palissadiques de la feuille de *Buchanania florida* var. *lucida*; 2, épiderme inférieur de la même feuille; 3, épiderme supérieur et assise palissadique de la feuille de *B. latifolia* Roxb.; 4, épiderme supérieur de la même feuille vu de face; *c.m*, cellule à mucilage. Gr. = 425 D.

mais les cellules épidermiques sont un peu moins grandes et les cellules palissadiques moins développées. Poils tecteurs unicellulaires.

Les *B. platyneura*, *B. insignis*, *B. sessilifolia*, *B. microphylla*, appartiennent également au type *latifolia*, mais leurs cellules épidermiques quoique très développées ont des dimensions cependant moindres que chez le *B. reticulata* et surtout les *B. latifolia* et *B. Lanzan*.

Les *B. mangoïdes*, *B. acuminata*, pourraient se placer à la tête du second groupe. Ils présentent la même particularité de structure : *cellules épidermiques de dimension exagérée* dont un grand nombre renferment du mucilage, mais au lieu d'une seule assise palissadique très développée, il y en a deux, de dimensions plus réduites. Le *B. florida* var. *lucida*, ne diffère des précédents que par un moins grand nombre de màcles d'oxalate de calcium et surtout par la présence de cristaux pris-

matiques. Le *B. florida* var. *arborescens*, et le *B. florida* var. *Cuningii* sont très voisins du *B. florida* var. *lucida;* il y a ici trois assises palissadiques et le tissu lacuneux est composé d'éléments petits, serrés les uns contre les autres, de sorte que le mésophylle a l'apparence d'un tissu homogène, d'autant plus que les éléments palissadiques sont eux-mêmes peu développés.

Enfin dans le *B. Lanzan* (échantillon étiqueté *B. angustifolia*) qui constituera le troisième groupe, on retrouve le caractère si spécial des cellules épidermiques, mais la structure du limbe est nettement homogène (fig. II, 2) (1).

Épidermes. — Nous avons déjà indiqué plus haut, avec la structure du limbe, l'aspect des cellules épidermiques en coupe transversale. Nous ne nous occuperons ici que des épidermes examinées de face. Les cellules de l'épiderme supérieur ont des parois nettement rectilignes, celles de l'épiderme inférieur sont de dimensions moindres, à parois également rectilignes ; toutefois chez les espèces qui constituent le second groupe, ces parois sont légèrement courbes. Les cellules à mucilage se distinguent facilement par leur contenu plus sombre (fig. III, 4).

Stomates nombreux entourés par quatre ou cinq cellules d'égale dimension. Poils tecteurs chez les *B. reticulata*, *B. microphylla*, *B. insignis*, *B. pallida* répartis principalement sur la face inférieure de la feuille.

La morphologie florale a permis d'établir deux groupes bien distincts dans le genre *Buchanania*, mais ces divisions ne correspondent nullement à celles que l'on serait tenté d'établir en se basant sur les caractères anatomiques. Ces distinctions fondées sur la structure du limbe ne sont pas absolues, puisque du *B. latifolia* au *B. Lanzan* (*B. angustifolia*) on peut trouver tous les termes de passage. Les divergences observées sont plutôt dues aux conditions de vie de la plante et il serait exagéré de vouloir leur attribuer une valeur plus grande qu'elles n'en ont en réalité.

Quoi qu'il en soit, les feuilles du genre *Buchanania* se distinguent nettement par la forme des cellules épidermiques et la présence du mucilage dans ces épidermes.

(1) C'est là une structure bien différente de celle indiquée plus haut pour le *B. Lanzan* rapporté par Gaudichaud.

SWINTONIA

Espèces étudiées. — *Sw. acuta* Engl., Herb. Beccari, n° 2753. Bornéo 1872. — *Sw. floribunda* Griff., collect. Griffith, Malacca. — *Sw. floribunda* Griff. (sous le nom de *Sw. Griffithii* Kurz), Herb. Helfer, n° 1124. — *Sw. glauca* Engl., Herb. Beccari, n° 360. — *Sw. Helferi* Hook., Herb. of the laste East Indian Company, n° 1123. — *Sw. Pierrei* Hance, collect. Pavie, Kamput, Cambodge, n° 1460. — *Sw. Schwenckii* Kurz, Herb. Beccari, Bornéo, n° 2963. — *Sw. spicifera* Hook., Malacca, n° 3524.

Tige. — La structure anatomique de la tige ne s'écarte pas beaucoup de la structure générale de toutes les Anacardiacées.

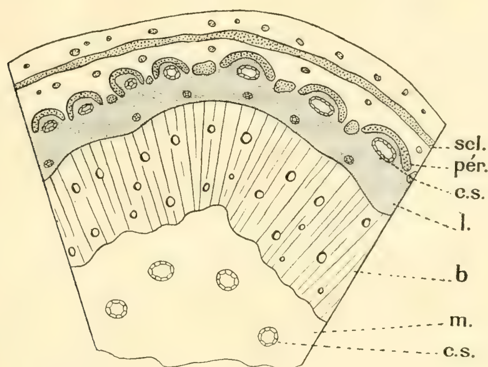


Fig. IV. — Tige de *Swintonia Schwenckii* Kurz. — *scl*, anneau scléreux cortical; *pér*, péricycle ; *c.s*, canal sécréteur ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle. Gr. = 30 D.

L'épiderme, quand il existe encore, est très fortement cutinisé (*Sw. acuta*), mais le plus souvent il a été exfolié par l'assise subéro-phellodermique qui prend naissance dans la deuxième ou troisième rangée de cellules sous-épidermiques. Le parenchyme cortical est partagé *en deux zones par un anneau continu plus ou moins épais de cellules scléreuses* (fig. IV). Cet anneau est très développé chez les *Sw. spicifera*, *Sw. glauca*, *Sw. Schwenckii*, il l'est beaucoup moins et compte seulement deux ou trois assises dans les *Sw. acuta*, *Sw. Helferi*, *Sw. floribunda*. Sur les deux

faces, mais surtout du côté externe, de cette bande de sclérenchyme, on trouve des cellules scléreuses isolées ou réunies par petits groupes, très abondantes dans les *Sw. glauca*, *Sw. spicifera*, *Sw. floribunda*.

Les canaux sécréteurs du liber primaire sont protégés, comme dans toutes les Anacardiacées, par des arcs de fibres péricycliques coiffant les faisceaux, dans l'intervalle desquels se sont différenciés des paquets de sclérenchyme. Fibres et cellules scléreuses étant réunies forment alors un second anneau fibro-scléreux périlibérien. Cette disposition est surtout très nette dans le *Sw. Schwenckii* qui, seul des espèces étudiées, possède des canaux sécréteurs dans le liber secondaire, et par conséquent représente une tige plus âgée que celle des autres *Swintonia*. Bois normal avec peu de vaisseaux ; canaux sécréteurs nombreux dans la moelle ; oxalate de calcium en cristaux prismatiques, abondants dans le *Sw. acuta*, beaucoup plus rares dans les autres espèces.

Pétiole. — Structure rappelant celle des tiges, mais l'anneau scléreux cortical y est beaucoup moins développé ; c'est ainsi que dans les *Sw. acuta*, *Sw. Helferi*, *Sw. floribunda*, il est réduit à une seule rangée de cellules scléreuses. Il est toutefois un peu plus épais chez les *Sw. glauca*, *Sw. Pierrei*.

Feuille. — Nervure médiane. — Comme l'écorce de la tige,

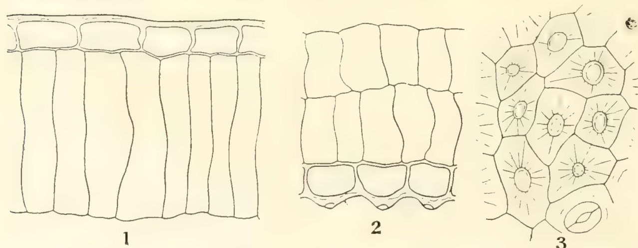


Fig. V. — 1, épiderme supérieur et assise palissadique du *Swintonia floribunda* Griff. ; 2, épiderme inférieur et assise palissadique de la même feuille ; 3, épiderme inférieur vu de face. Gr. = 425 D.

le parenchyme périfasciculaire renferme des cellules scléreuses aux deux faces du faisceau. Ces bandes de sclérenchyme sont peu développées, non continues, dans les espèces suivantes : *Sw. acuta*, *Sw. Helferi*, *Sw. spicifera*, *Sw. Schwenckii*, et elles

font même quelquefois défaut à la partie supérieure. Chez les *Sw. floribunda*, *Sw. glauca*, *Sw. Pierrei*, elles sont au contraire bien développées, surtout au-dessous du faisceau.

LIMBE. — Le limbe a une structure subcentrique, l'assise palissadique supérieure est plus développée que l'assise palissa-

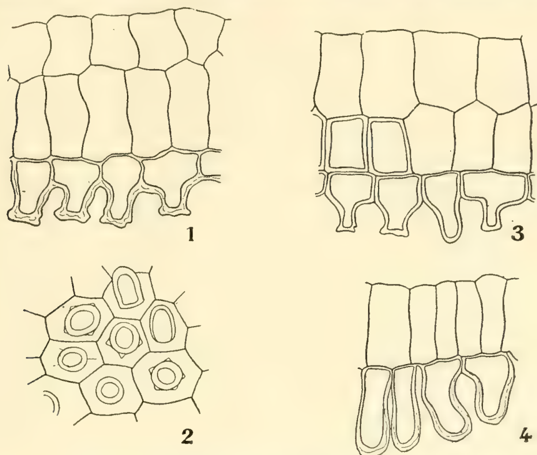


Fig. VI. — 1, épiderme inférieur de la feuille de *Swintonia acuta* Engl.; 2, même épiderme vu de face; 3, épiderme inférieur de la feuille de *Sw. Schwenckii* Kunz; 4, épiderme inférieur de la feuille de *Sw. Pierrei* Hance. Gr. = 500 D.

dique de la face inférieure. Cette disposition est très nette dans le *Sw. spicifera*, *Sw. floribunda* (fig. V, 1, 2), *Sw. Pierrei*, *Sw. Schwenckii* (fig. VI, 3, 4), où l'assise palissadique inférieure est très visible. Au contraire dans le *Sw. Helferi*, et aussi quelquefois dans le *Sw. acuta*, l'assise palissadique inférieure est moins apparente et la structure paraît, au premier abord, bifaciale.

Le *Sw. glauca* possède une structure un peu particulière; elle est bifaciale avec deux rangées de cellules palissadiques séparées de l'épiderme par un hypoderme comprenant une seule assise de cellules (fig. VII). Les éléments du tissu lacuneux sont orientés perpendiculairement à la surface du limbe, ils sont serrés les uns contre les autres laissant très peu de méats intercellulaires. C'est là une disposition qui rappelle, jusqu'à un

certain point, la structure centrique signalée dans les autres espèces. Certaines cellules sous-épidermiques de la face supérieure et surtout de la face inférieure lignifient leurs parois, mais ces cellules restent toujours isolées ou groupées par deux ou trois seulement (fig. VI, 3). Cristaux prismatiques d'oxalate de calcium situés principalement au voisinage des nervures secondaires.

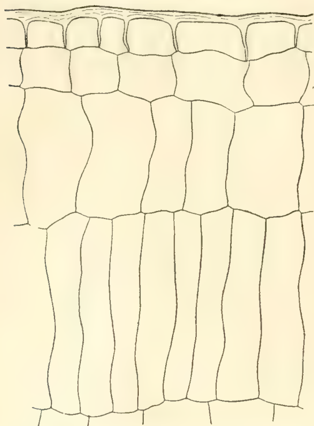


Fig. VII. — Épiderme supérieur, hypoderme et assise palissadique de la feuille de *Swintonia glauca* Engl. Gr. = 425 D.

Épidermes. — Les cellules de l'épiderme supérieur sont presque isodiamétriques, leur paroi externe est fortement cutinisée, les parois latérales également épaissies et imprégnées de cutine sont légèrement sinueuses. Vues de face, ces parois sont épaisses, ondulées, leur aspect varie avec la mise au point (*Sw. acuta*, *Sw. spicifera*, *Sw. floribunda*, *Sw. Pierrei*, *Sw. Helferi*) (fig. VIII, 1); leur maximum d'épaisseur est atteint chez *Sw. glauca*, *Sw. Schwenckii*, où, par contre, elles sont beaucoup moins sinueuses (fig. VIII, 2).

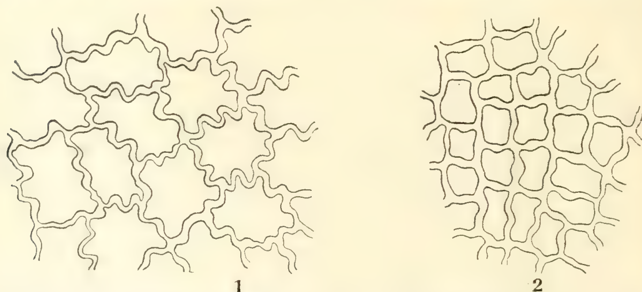


Fig. VIII. — 1, épiderme supérieur vu de face du *Swintonia acuta* Engl.; 2, épiderme du *Sw. Schwenckii*. Gr. = 425 D.

L'épiderme inférieur est très caractéristique dans le genre *Swintonia*. Deux cas peuvent se présenter; tantôt (*Sw. floribunda*) les cellules épidermiques sont légèrement coniques (fig. V, 2) avec une cuticule très développée; elles se projettent alors sous forme d'un cercle dont le diamètre varie avec la mise au point. La cuticule est striée et les stries semblent partir d'un centre commun qui serait le sommet du cône de ces cellules (fig. V, 3). Tantôt (*Sw. acuta*, *Sw. Schwenckii*, *Sw. glauca*, *Sw. Pierrei*) (fig. VI, 1, 3, 4) les cellules épidermiques se sont transformées en papilles plus ou moins développées; les parois fortement cutinisées se projettent alors sous forme de cercle ou d'ellipse à double contour (fig. VI, 2). Les *Sw. Helferi*, *Sw. spicifera* ne présentent ni l'un ni l'autre ces particularités; nous ne les avons pas retrouvées dans le *Sw. floribunda* de l'Herbier Helfer, étiqueté *Sw. Griffithii* Kurz (1).

C'est peut-être là une modification anatomique en rapport avec les conditions de végétation; il faudrait, pour pouvoir élucider ce point, posséder un grand nombre d'échantillons récoltés dans des lieux très différents au point de vue climatologique et géologique.

Les stomates ne se voient nettement que chez les *Sw. spicifera*, et *Sw. Helferi*, où ils sont un peu enfoncés dans l'épiderme et entourés par quatre ou cinq cellules semblables à leurs voisines.

ANACARDIUM

Espèces étudiées. — *A. curatellæfolium* A. St-Hil., Brésil. — *A. curatellæfolium* A. St-Hil., Plateaux élevés près de Forquilho (Goyas). — *A. humile* A. St-Hil., Brésil, n° 1262. — *A. humile* A. St-Hil., échantillon de Saint-Hilaire, Para. — *A. occidentale* L., Madagascar. — *A. occidentale* L., Pérou. — *A. occidentale* L., Guyane. — *A. occidentale* L., serres de l'École Supérieure de Pharmacie.

(1) Le *Sw. floribunda* de la collection Griffith présentait en outre une particularité intéressante. Tandis que les stomates du *Sw. floribunda* sous le nom de *Sw. Griffithii*, dans l'herbier Helfer étaient entourés par 4-5 cellules sinueuses, *sans papilles*, ceux de ce *Sw. floribunda* étaient situés en plein milieu d'une cellule épidermique dépourvue de stries cuticulaires (fig. V, 3).

Tige. — Structure se rapprochant beaucoup de celle des tiges de *Melanorrhea* et *Gluta*, par la présence de cellules scléreuses isolées ou en petits groupes dans le parenchyme cortical et l'absence d'un anneau continu de sclérenchyme que l'on rencontre chez les *Swintonia*.

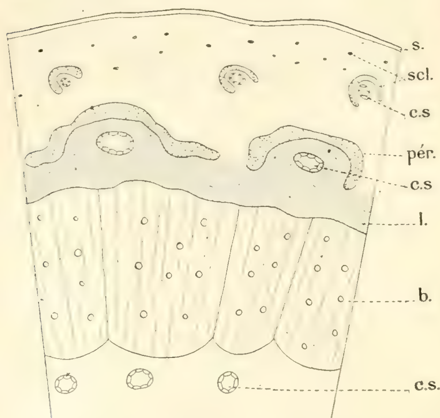


Fig. IX. — Tige d'*Anacardium occidentale* L. — *s*, suber; *scl*, sclérenchyme; *c.s*, canal sécréteur; *pér*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois. Gr. = 30 D.

Le genre *Anacardium* est facile à distinguer des autres Mangiférées par la *présence de canaux sécréteurs dans le parenchyme cortical*. Ces éléments sont protégés par un amas de sclérenchyme moins développé cependant que celui qui protège les canaux libériens primaires (fig. IX). Liber secondaire avec fibres et canaux sécréteurs dans les tiges âgées (*A. humile*, *A. curatellæfolium*). Bois avec vaisseaux nombreux et rayons médullaires unisériés. Cellules de la moelle en partie sclérifiées avec ponctuations nombreuses. Canaux sécréteurs en très grand nombre disposés au pourtour de cette moelle. Mâcles d'oxalate de calcium dans tous les parenchymes.

Feuille. — Nervure médiane. — Caractérisée comme la tige, par la présence de canaux sécréteurs dans le parenchyme au-dessus et au-dessous des faisceaux libéroligneux (fig. X). Si la présence de ces canaux n'est pas constante dans la nervure (*A. humile*), ils existent toujours dans le pétiole. La structure générale est identique à celle des autres Mangiférées : même disposition des faisceaux libéroligneux, des canaux sécréteurs libériens, des fibres péricycliques, etc. Dans le péridesme il existe, un (*A. curatellæfolium*, *A. humile*) ou plusieurs canaux sécré-

teurs (*A. occidentale*). Cristaux d'oxalate de calcium peu nombreux.

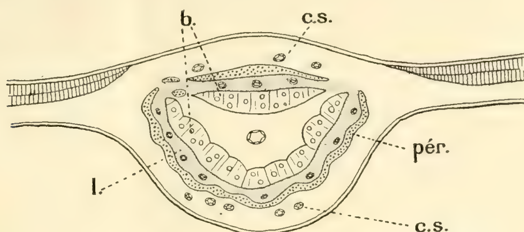
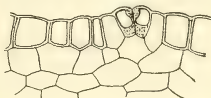


Fig. X. — Feuille d'*Anacardium humile* A. St-Hil. — *c. s*, canal sécréteur; *pér*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois. Gr. = 30 D.

Limbe. — Mésophylle bifacial avec deux rangées de cellules palissadiques (*A. humile*, *A. occidentale*), quelquefois trois (*A. curatellæfolium*). Dans ce dernier cas les parois de la première rangée sont légèrement subérifiées (fig. XI). Peu de cristaux.



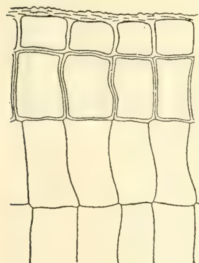


Fig. XI. — Epiderme supérieur et assise palissadique de la feuille d'*Anacardium curatellæfolium* A. Saint-Hil. Gr. = 500 D.

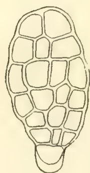


Fig. XII. — Poil sécréteur d'*Anacardium occidentale* L. Gr. = 500 D.

Fig. XIII. — Stomate en coupe transversale et épiderme inférieur vu de face, de la feuille d'*Anacardium occidentale* L. Gr. = 500 D. (Le pointillé représente l'épaississement de la membrane de la cellule stomatique.)

Épidermes. — Cellules épidermiques petites, plus ou moins fortement lignifiées, canaliculées, tandis que les parois des cellules stomatiques restent cellulosiques. Poils tecteurs rares, sauf dans l'*A. curatellæfolium*. Poils sécréteurs, peu nombreux.

enfoncés dans l'épiderme, formés d'une tête pluricellulaire et d'un pédicelle court uni ou bicellulaire (fig. XII). Les parois des deux épidermes, vues de face, sont fortement épaissies, légèrement ondulées et striées nettement. Stomates entourés par quatre ou cinq cellules dont deux parallèles aux cellules stomatiques (fig. XIII). Cette disposition si spéciale des stomates, et la présence des canaux sécréteurs dans le parenchyme cortical du pétiole ou de la feuille constituent des caractères importants pour la diagnose du genre *Anacardium*.

BOUEA

Espèces étudiées. — *B. burmanica* Grif. var. *microphylla* Engl. — *B. burmanica* Grif. var. *Roxburghi* Pierre. — *B. burmanica* Grif. (sous le nom de *B. oppositifolia* Meisn.). — *B. microphylla* Grif. — *B. microphylla* Grif. (sous le nom de *B. diversifolia* Miq.).

Tige. — Liège bien développé, d'origine sous-épidermique. Écorce partagée en deux zones par un anneau scléreux continu. En dedans de cette bande de sclérenchyme se trouvent des amas de cellules scléreuses plus ou moins développés ; les plus volumineux sont situés entre les groupes réniformes de fibres péricycliques qui protègent les canaux sécréteurs du liber primaire. Bois dense avec peu de vaisseaux et rayons médullaires unisériés. Moelle à éléments parfois sclérifiés, *sans canaux sécréteurs*.

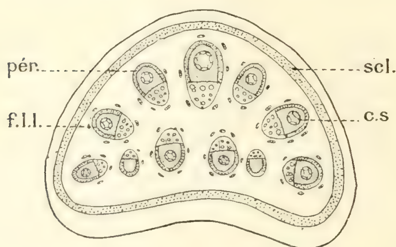


Fig. XIV. — Pétiole du *Bouea burmanica* Griff. (*B. oppositifolia* Meisn.). — *pér*, péricycle ; *scl*, anneau de sclérenchyme ; *c. s*, canal sécréteur ; *f. l. l*, faisceaux libéroligneux. Gr. = 30 D.

Pétiole. — La section transversale du pétiole est triangulaire. Dans le parenchyme cortical se retrouve l'anneau continu de cellules scléreuses signalé dans la tige ; il est séparé de l'épiderme par quelques rangées de cellules parenchymateuses.

Système fasciculaire constitué par deux rangées de *faisceaux isolés*, disposés l'un à la partie supérieure, l'autre à la partie inférieure du pétiole (fig. XIV). Le liber de chaque faisceau est coiffé par une calotte de fibres péricycliques plus ou moins développée.

Cristaux d'oxalate de calcium, nombreux dans les *B. oppositifolia*, *B. microphylla*, rares dans les trois autres espèces. Poils coniques, unicellulaires, principalement chez le *B. diversifolia*.

Le pétiole ne renferme pas de ces sclérites particuliers, en si grand nombre dans la feuille.

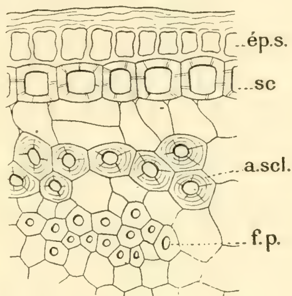


Fig. XV. — Partie supérieure de la nervure médiane du *B. burmanica* Griff. var. *microphylla* Engl. — *ép. s*, épiderme supérieur ; *sc*, sclérites sous-épidermiques ; *asc*, anneau scléreux cortical ; *fp*, fibres péricycliques. Gr. = 500 D.

Feuille. — Nervure médiane. — Biconvexe. Système libéroligneux rappelant celui du pétiole par ses faisceaux généralement isolés. Quelquefois ils sont réunis entre eux par un stéréome scléreux comprenant le péricycle et les rayons médullaires, mais, malgré cela il est toujours facile de les distinguer les uns des autres. Le liber de ces différents faisceaux est protégé par un anneau de fibres péricycliques qui, dans le cas particulier, est continu.

Dans le parenchyme, à la partie supérieure et inférieure du système fasciculaire, on retrouve l'anneau de sclérenchyme signalé dans la tige et le pétiole. Cellules épidermiques à cuticule très développée, et à parois latérales subérifiées. Sous l'épiderme supérieur se trouve *une rangée complète de sclérites*, distincte de l'anneau de sclérenchyme (fig. XV) ; sous l'épiderme inférieur, ces sclérites sont moins nombreux. *Péridesme sans canaux sécréteurs.*

Limbe. — Mésophylle bifacial avec une seule rangée de cellules palissadiques. Faisceaux libéroligneux des nervures secondaires à péricycle fortement sclérifié ; la partie supérieure de ces faisceaux est également protégée par un amas de fibres.

Sous l'épiderme supérieur on trouve une rangée de sclérites disposés le plus souvent parallèlement au limbe, mais dont un

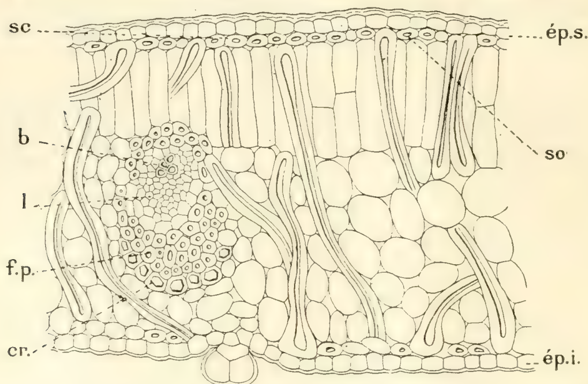


Fig. XVI. — Structure du limbe de *B. microphylla* Griff. (sous le nom de *Bouea diversifolia* Miq.). — *ép. s*, épiderme supérieur; *ép. i*, épiderme inférieur; *sc*, sclérites; *b*, bois; *l*, liber; *cr*, cristaux d'oxalate de calcium; *fp*, fibres péricycliques. Gr. = 270 D.

certain nombre le traversent perpendiculairement d'un épiderme à l'autre (1) (fig. XVI). Ces sclérites sont moins nombreux sous l'épiderme inférieur. Poils sécréteurs, enfoncés dans l'épiderme, formés d'une ou de deux cellules basilaires et d'une tête pluricellulaire comprenant parfois plus de vingt éléments. Cristaux losangiques nombreux, adjacents aux arcs scléreux des nervures secondaires.

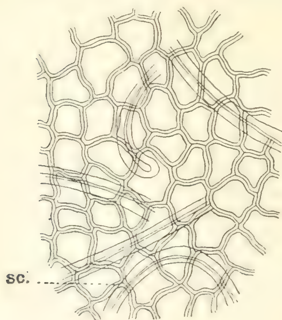


Fig. XVII. — Épiderme supérieur de la feuille du *Bouea burmanica* Griff. var. *microphylla* Engl. — *sc*, sclérites. Gr. = 425 D.

Épidermes. — Épiderme supérieur, à parois légèrement ondulées, au-dessous desquelles on aperçoit les sclérites plus ou moins nombreux comme il a été figuré (fig. XVII).

(1) Ce fait avait d'ailleurs été signalé par M. Jadin. *Journ. de Bot.*, 1893, p. 405.

Épiderme inférieur à parois sinueuses. Stomates entourés par un nombre variable de cellules (4-5).

Sur ces épidermes examinés de face, on distingue les poils

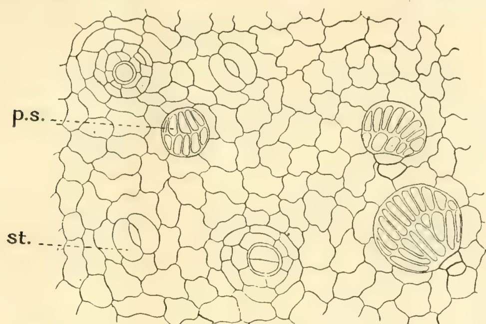


Fig. XVIII. — Épiderme inférieur de la feuille du *Bouea burmanica* var. *microphylla* Engl. — *p. s*, poil sécréteur; *st*, stomate. Gr. = 425 D.

sécréteurs signalés plus haut (fig. XVIII), très souvent couchés sur le limbe et accusant ainsi très nettement leurs formes variées.

GLUTA

Espèces étudiées. — *G. Benghas* L. — *G. Benghas* L. (échantillon étiqueté *G. Tourtour*). — *G. cambodiana* Pierre, collect. Harmand, Herb. Pierre, n° 1334. — *G. coarctata* Hook., Herb. Pierre, n° 1662. — *G. elegans*, Hook., Herb. Pierre. — *G. tavoyana* Hook., collect. Griffith, n° 1118.

Tige. — Liège assez développé, d'origine sous-épidermique. Parenchyme cortical rempli de cellules scléreuses disséminées ou réunies par 2 ou par 3 et non groupées en amas volumineux ou en zone continue comme dans les *Bouea*, *Mangifera*, *Swintonia*. Canaux sécréteurs libériens très développés, protégés, comme toujours, par les fibres péricycliques. Canaux sécréteurs du liber secondaire très nombreux (fig. XIX). Poils fibreux avec peu de vaisseaux. Rayons médullaires unisériés. Moelle légèrement sclérifiée à la périphérie, avec canaux sécréteurs nombreux au voisinage du bois. Cristaux d'oxalate de calcium très rares.

Pétiole. — Système fasciculaire formé de deux cordons libé-

roligneux, dont les *faisceaux isolés* sont séparés par de larges rayons médullaires. Les canaux sécréteurs libériens sont protégés par des amas de fibres isolés. Canaux sécréteurs dans la moelle. Cristaux rares.

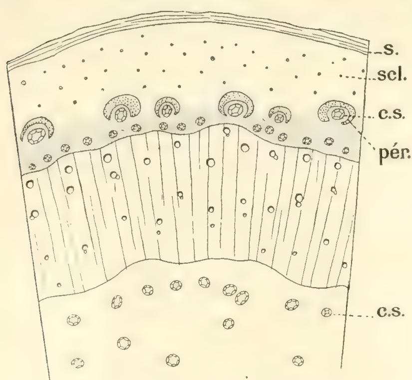


Fig. XIX. — Pétiole du *Gluta Benghas* L. (*G. Tourtour*). — *s*, suber; *scl*, sclérenchyme; *c. s*, canal sécréteur; *pér*, fibres péricycliques. Gr. = 30 D.

Feuille. — NERVURE MÉDIANE. —

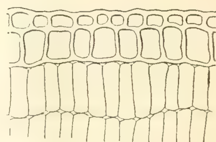


Fig. XX. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. tavoyana* Hook. Gr. = 270 D.

Biconvexe. Cellules épidermiques à parois épaissies et fortement cutinisées. Sous l'épiderme supérieur on trouve une ou

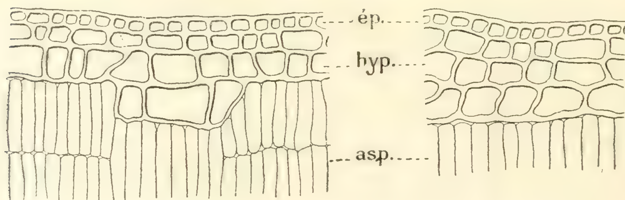


Fig. XXI. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. Benghas* L. (*G. Tourtour*). — *ép*, épiderme; *hyp*, hypoderme; *as.p*, assises palissadiques. Gr. = 270 D.

deux rangées de cellules scléreuses. Leurs parois très fortement lignifiées chez le *G. elegans*, le sont beaucoup moins chez les *G. tavoyana*, *G. cambodiana*.

A la face inférieure on retrouve des cellules semblables, mais en moins grand nombre. Faisceaux libéroligneux présentant la même disposition que dans les autres Mangiférées. Très rarement canaux sécréteurs dans le péridesme.

Limbe. — Mésophylle bifacial avec deux cellules palissadiques, rarement une seule (*G. elegans*). *Hypoderme toujours sclérifié*, simple dans *G. tavoyana*, *G. cambodiana* (fig. XX), formé de deux rangées (*G. Benghas*, *G. elegans*), quelquefois trois (*G. coarctata*, *G. Benghas* sous le nom de *G. Tourtour*) (fig. XXI); mais ces éléments hypodermiques sont toujours sclérifiés (fig. XXII). A la face inférieure on trouve également quelques cellules scléreuses sous-épidermiques.

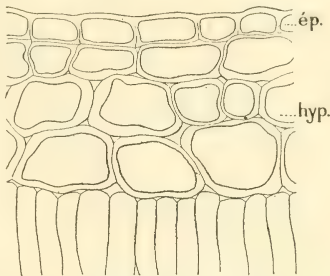


Fig. XXII. — Épiderme supérieur et assises palissadiques du *G. coarctata* Hook. — *ép*, épiderme; *hyp*, hypoderme. Gr. = 425 D.

Épidermes. — Les cellules de l'épiderme supérieur sont petites, de dimensions moindres que celles de l'épiderme inférieur. Examinées de face leurs parois sont épaisses, faiblement sinueuses. Stomates nombreux à la face inférieure, entourés par 4-5 cellules. Poils unicellulaires coniques dans *G. Benghas* seulement.

MELANORRHEA

Espèces étudiées. — *M. Beccari* Engl., n° 1484, Herb. Beccari, Bornéo 1872. — *M. glabra* Wall., Herb. India Company. — *M. laccifera* Pierre, Herb. Pierre, Annam, décembre 1875, n° 1635. — *M. macrocarpa* Engl., Herb. Beccari, Bornéo, 1872, n° 3055. — *M. pilosa* H. Lec., type n° 2726. — *M. pilosa* H. Lec., n° 1394, Thorel. Cochinchine. — *M. usitata* Wall., Herb. A. Jussieu 597 (Wallich 1830).

Tige. — Parenchyme cortical très développé, rempli de cellules scléreuses isolées (1), et d'amas scléreux réduits à un très petit nombre d'éléments. Arcs de fibres péricycliques généralement moins volumineux que dans les genres précédemment étudiés.

(1) M. Jadin dit que le parenchyme cortical des *Melanorrhea* est dépourvu d'éléments scléreux; l'auteur fait d'ailleurs remarquer que ces échantillons provenaient de jeunes tiges.

Liber secondaire très développé surtout dans le *M. pilosa*; canaux sécréteurs abondants et nombreux paquets de fibres libériennes dans *M: macrocarpa*, *M. Beccari*, plus rares dans les autres espèces étudiées (fig. XXIII). Moelle sclérifiée avec canaux sécréteurs petits et peu nombreux. Cristaux d'oxalate de calcium en mâcles dans tous les parenchymes.

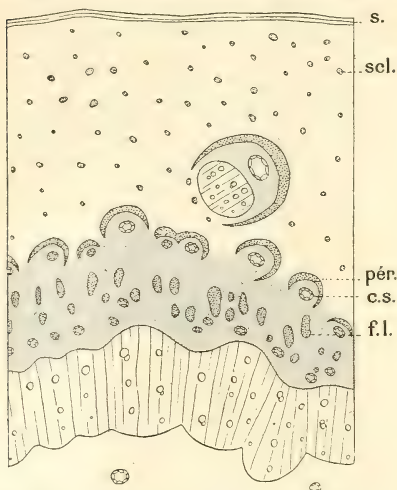


Fig. XXIII. — Pétiole du *Melanorrhea macrocarpa* Engl. — *s*, suber; *scl*, sclérenchyme; *c. s.* canal sécréteur; *f. l.* fibres libériennes. Gr. = 30 D.

Dans le parenchyme cortical de ces tiges, sauf toutefois dans celui du *M. Beccari*, on trouve des faisceaux foliaires en petit nombre.

Feuille. — Nervure médiane. — Structure générale de toutes les Mangiférées. Faisceaux libéroligneux étalés avec de nombreux canaux sécréteurs libériens. Moelle dépourvue de canaux sécréteurs.

Limbe. — Structure bifaciale avec deux rangées de cellules palissadiques, séparées de l'épiderme *par un hypoderme* d'épaisseur variable comprenant, tantôt une seule rangée de cellules (*M. glabra*, *M. usitata*), tantôt une et par endroits deux (*M. pilosa*, *M. laccifera*, *M. macrocarpa*), enfin toujours deux dans le *M. Beccari*. Ces cellules hypodermiques ont toujours leurs parois épaissies et même parfois sclé-

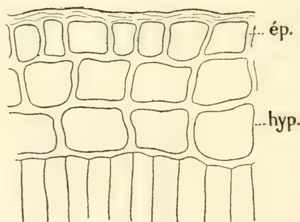


Fig. XXIV. — Épiderme supérieur, hypoderme et assise palissadique du *Melanorrhea Beccari* Engl. — *ép*, épiderme; *hyp*, hypoderme. Gr. = 425 D.

rifiées (*M. Beccari*) (fig. XXIV). Mâcles d'oxalate de calcium abondantes surtout au voisinage de l'épiderme inférieur. Les faisceaux des nervures secondaires sont protégés à la partie supérieure et à la partie inférieure par des fibres. Poils unicel-

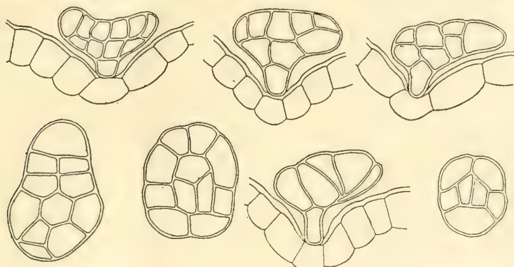


Fig. XXV. — Poils sécréteurs des feuilles de *Melanorrhea* en coupe transversale et examinés de face. Gr. = 500 D.

lulaires courts dans le *M. pilosa*, plus nombreux et très développés chez le *M. usitata* (fig. XXV).

Épidermes. — Les cellules épidermiques de la face supérieure ont leurs parois faiblement ondulées (*M. glabra*, *M. usitata*, *M. Beccari*, *M. pilosa*, *M. laccifera*), quelquefois presque rectilignes (*M. usitata*) avec des stries cuticulaires chez la plupart des espèces, sauf toutefois chez les *M. Beccari*, *M. laccifera*. Les cellules épidermiques du *M. pilosa* sont en voie de division et l'épiderme présente le même aspect que chez *Mangifera andamica* (fig. XXXIII).

MANGIFERA

Espèces étudiées. — *M. africana* Oliver. — *M. andamica* King. — *M. camptosperma* Pierre, Herb. Pierre, n° 161, 1866. — *M. cæsia* Jack. (sous le nom de *M. Kœmanga* Blume). — *M. fœtida* Lour., Herb. Griffith. — *M. Griffithii* Hook., Malaisie. — *M. indica* L., type de Jacquemont, Herb. Jacquemont, Saint-Domingue. — *M. indica* L., voyage de La Pérouse, Bolivie, n° 2381. — *M. indica* L., serres de l'École de Pharmacie. — *M. longipes* Griff. — *M. lagenifera* Griff. — *M. lagenifera* Griff., échantillon récolté par H. N. Ridley, Singapore. — *M. minor*

Blume, n° 545. — *M. Reba* Pierre, Herb. PIERRE, n° 1648. — *M. quadrifida* Jack.

Tige. — Cellules épidermiques, rectangulaires, *très allongées dans la direction radiale*, à parois externes fortement cutinisées (fig. XXVI). L'assise subéro-phellodermique prend naissance dans la cinquième ou sixième rangée de cellules du parenchyme cortical (*M. minor*). Au-dessous de cette assise génératrice, on voit un anneau scléreux continu, peu développé (deux, trois rangées d'éléments) qui se retrouve chez toutes les espèces étudiées (*M. longipes* (fig. XXVII), *M. Griffithii*, *M. odorata*, *M. fœtida*, *M. indica*, *M. minor*), sauf chez le *M. africana*. Le parenchyme

Fig. XXVI. — Épiderme de la tige de *Mangifera fœtida* Lour. Gr. = 425 D.

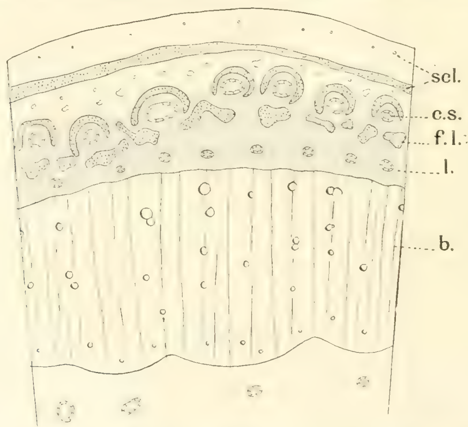


Fig. XXVII. — Pétiole du *Mangifera longipes* Griff. — *scl*, sclérenchyme; *c.s*, canal sécréteur; *f.l*, fibres libériennes; *l*, liber; *b*, bois. Gr. = 30 D.

cortical se trouve ainsi partagé en deux parties. La zone externe est quelquefois entièrement parenchymateuse (*M. indica*), mais le plus souvent renferme des cellules scléreuses isolées, peu nombreuses (*M. longipes*, *M. fœtida*, *M. odorata*, *M. minor*) ou en très grand nombre (*M. Griffithii*). La zone interne au contraire

est toujours riche en éléments scléreux assez souvent disposés en amas plus ou moins volumineux. Ces paquets de cellules scléreuses peuvent même se trouver dans le liber, au voisinage et en dessous des canaux sécréteurs du liber primaire. Comme d'autre part ces canaux sont protégés extérieurement par des fibres péricycliques, ils se trouvent être entourés presque complètement par un anneau de sclérenchyme. Les canaux sécréteurs du liber secondaire sont plus ou moins nombreux suivant l'âge de la tige. Bois entièrement lignifié comme dans toutes les Mangiférées avec vaisseaux peu nombreux et rayons médullaires unisériés. Canaux sécréteurs périmédullaires en assez grand nombre. Cristaux prismatiques d'oxalate de calcium abondants dans le parenchyme cortical.

Le *M. africana* diffère des espèces précédentes par l'absence d'un anneau scléreux continu dans l'écorce; on trouve au contraire dans cette tige des amas nombreux et plus ou moins volumineux de sclérenchyme. Il en diffère encore par la forme des cellules épidermiques qui sont presque isodiamétriques.

Feuille. — Nervure médiane. — Nervure proéminente sur

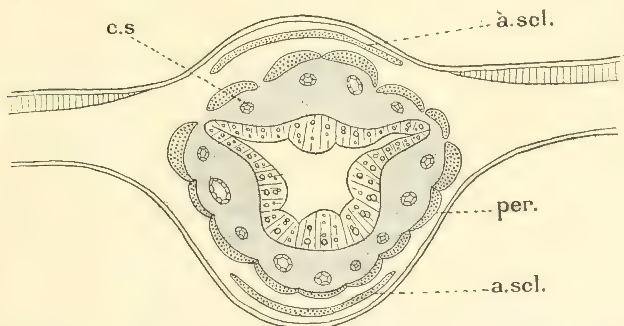


Fig. XXVIII. — Nervure médiane du *Mangifera minor* Blume. — *a. scl*, anneau scléreux; *c. s*, canal sécréteur; *pér*, péricycle. Gr. = 30 D.

les deux faces. Système fasciculaire comprenant deux groupes de faisceaux libéroligneux; celui de la partie inférieure est plus ou moins arqué suivant les espèces et ses extrémités rejoignent le groupe supérieur, à orientation inverse du premier. Nombreux canaux sécréteurs dans le liber, protégé par des amas de fibres

péricycliques formant un cercle presque continu autour de la masse ligneuse. A la partie supérieure et inférieure de la nervure médiane on trouve, dans le parenchyme, à égale distance de l'anneau péricyclique et des épidermes, un anneau scléreux correspondant à celui de la tige (fig. XXVIII). Canaux sécréteurs dans la moelle, sauf dans les *M. minor*, *M. andamica*, *M. Reba*, *M. camptosperma*.

Chez les *M. cœsia*, *M. lagenifera*, les faisceaux libéroligneux ont une tendance à s'isoler les uns des autres ; ils sont même très nettement séparés dans cette dernière espèce (fig. XXIX). C'est là un caractère qui les distingue des espèces précédentes et les rapproche d'autres Mangiférées et en particulier des *Bouea*. Ils ne possèdent pas non plus les anneaux scléreux du parenchyme. En outre, on trouve à la partie supérieure, dans le parenchyme, parfois un (*M. lagenifera*) ou plusieurs (*M. cœsia*) canaux sécréteurs. C'est là un caractère très rare chez les Mangiférées et qui ne se rencontre que dans le genre *Anacardium*. Le *M. Reba* possède également des canaux sécréteurs corticaux, mais dans cette espèce les faisceaux libéroligneux n'ont pas tendance à s'isoler comme dans le *M. lagenifera* et l'anneau scléreux y est très fragmenté.

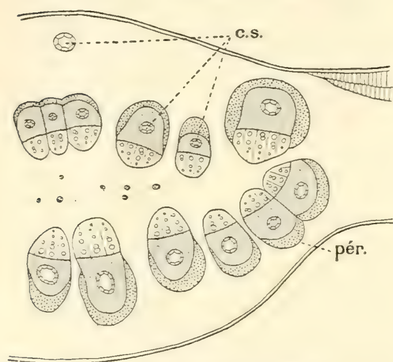


Fig. XXIX. — Nervure médiane du *Mangifera lagenifera* Griff. — *c. s*, canal sécréteur ; *pér*, péricycle. Gr. = 30 D.

Limbe. — Les *M. cœsia*, *M. lagenifera*, s'écartent encore des autres espèces par la structure du limbe qui est bifacial avec deux rangées de cellules palissadiques, la plus interne étant toutefois moins développée que la première. On trouve en outre *des sclérites très nombreux et très longs* qui sillonnent le mésophylle allant d'un épiderme à l'autre (fig. XXX). On ne

retrouve ce caractère que dans les espèces du genre *Bouea*.

Dans les autres espèces étudiées le mésophylle est bifacial avec une seule rangée de cellules en palissade. Chez les *M. fœtida*, *M. andamica*, *M. quadrifida*, il existe un hypoderme comprenant une seule assise de cellules plus ou moins sclérifiées suivant les espèces (fig. XXXI). Les cellules de l'épiderme supérieur *sont allongées perpendiculairement* au limbe, leur paroi externe est fortement cutinisée et cette cutinisation atteint également les parois latérales qui sont un peu ondu-

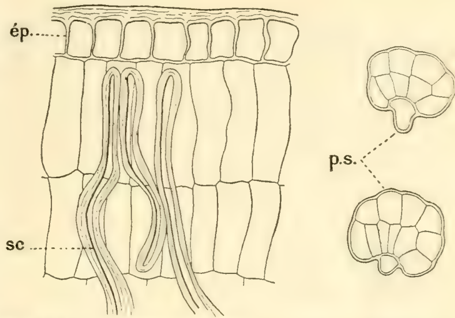


Fig. XXX. — Épiderme supérieur et poils sécréteurs du *Mangifera cœsia* Jack. — *ép*, épiderme supérieur; *sc*, sclérites; *vs*, poil sécréteur. Gr. = 425 D.

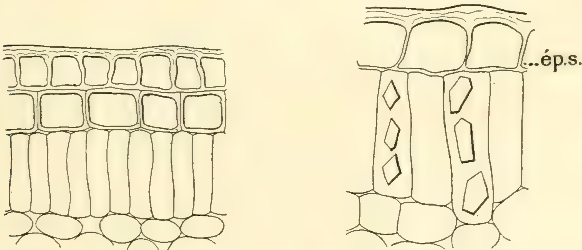


Fig. XXXI. — Epiderme supérieur et hypoderme de la feuille de *Mangifera andamica* King. Gr. = 425 D.

Fig. XXXII. — Épiderme supérieur et hypoderme de la feuille de *Mangifera minor* Blume.

lées. Dans les *M. africana*, *M. minor*, cette transformation de la membrane se produit même sur la paroi interne des cellules épidermiques. Nombreux cristaux prismatiques d'oxalate de calcium dans toutes les espèces et plus particulièrement dans les *M. minor* (fig. XXXII), *M. quadrifida*, chez lesquels certaines cellules palissadiques sont remplies de ces cristaux.

Épiderme. — Épiderme supérieur à parois fortement épaissies, légèrement ondulées (*M. indica*), rarement striées sauf dans le *M. lagenifera*. Les cellules épidermiques sont assez souvent en voie de division et la nouvelle paroi moins développée que les anciennes, contribue à donner à cet épiderme un aspect particulier (*M. andamica*, *M. quadrifida*) (fig. XXXIII).

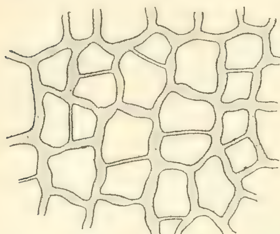


Fig. XXXIII. — Épiderme supérieur de la feuille de *Mangifera andamica* King. Gr. = 425 D.

Chez les *M. fœtida*, *M. cæsia*, l'épaississement des parois latérales n'est pas identique sur toute la hauteur. Il est presque nul à la base des cellules, énorme près de la paroi externe. Suivant la mise au point, l'aspect de l'épiderme varie à chaque instant.

Les parois sont très épaissies, peu ondulées si l'on regarde la partie supérieure de la cellule, minces, et fortement sinueuses si l'on examine la partie inférieure. Enfin nous avons dit que ces parois latérales étaient très souvent ondulées, il y a encore là une cause de complications. Nous avons essayé de reproduire un de ces aspects dans la figure XXXIV. Chez les *M. minor*, *M. africana*, ce phénomène est tellement exagéré qu'il est presque impossible de rendre par le dessin ces différents aspects.

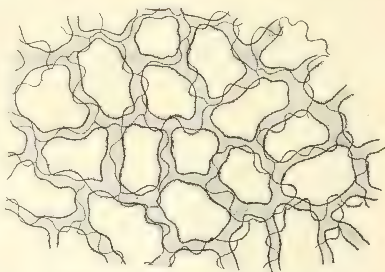


Fig. XXXIV. — Épiderme supérieur de la feuille de *Mangifera fœtida* Lour. Gr. = 425 D.

Épiderme inférieur à parois moins épaissies que celles de l'épiderme supérieur, sauf dans le *M. africana* ; elles sont très sinueuses, très rarement striées (*M. lagenifera*). Stomates entourés par quatre ou cinq cellules. Poils sécréteurs dans toutes les espèces.



En résumé, les espèces de ce groupe possèdent toutes la même structure essentielle ; elles ne diffèrent entre elles que par des caractères secondaires, permettant la différenciation des genres. Cette classification anatomique concorde d'ailleurs avec la classification basée sur les caractères floraux.

C'est ainsi que les *Buchanania*, qui s'éloignent le plus du type des Mangiférées, se caractérisent par la forme si particulière des éléments de l'épiderme supérieur, et la présence du mucilage dans les cellules épidermiques. La structure de la tige s'écarte également de celle des autres Mangiférées par le faible développement du sclérenchyme dans le parenchyme cortical et la présence des fibres libériennes, qui divisent le liber en plusieurs zones.

La structure du limbe, qui est subcentrique chez les *Swintonia*, et tend à le devenir chez les *Buchanania* (*B. Lanzan*), permet un certain rapprochement entre ces deux genres, et tend à les éloigner des *Mangifera*, *Gluta*, *Melanorrhea*.

Les papilles épidermiques des *Swintonia* constituent un caractère de premier ordre pour la diagnose de ce genre. La tige possède un anneau complet de sclérenchyme, que l'on retrouve dans le parenchyme périfasciculaire du pétiole et de la nervure médiane.

Les *Anacardium* se différencient de toutes les autres Mangiférées par la présence de canaux sécréteurs dans le parenchyme cortical de la tige. Ces canaux sécréteurs se retrouvent toujours dans le pétiole et presque toujours dans la nervure médiane. La disposition si caractéristique des cellules stomatiques constitue également un excellent caractère de diagnose.

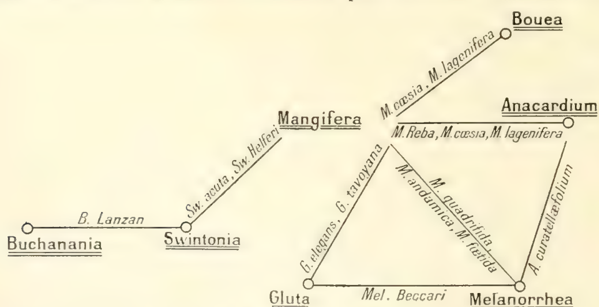
Quant aux *Bouea*, ils sont surtout caractérisés par la présence de sclérites dans le mésophylle, l'absence de canaux sécréteurs dans la moelle et la disposition des faisceaux libéroligneux du pétiole et de la nervure médiane, qui tendent à s'isoler les uns des autres. On trouve très souvent un anneau scléreux dans le parenchyme cortical de la tige.

Les *Melanorrhea*, *Gluta*, se rapprochent beaucoup des *Mangi-*

fera. Ces deux genres possèdent un hypoderme, simple dans le *Melanorrhea*, dédoublé chez les *Gluta*, et, dans les deux cas, presque toujours sclérifié. Le parenchyme cortical de la tige ne possède que des cellules scléreuses isolées ou réunies par petits groupes, tandis que dans les *Mangifera* on trouve un anneau complet de sclérenchyme.

Enfin les deux genres *Melanorrhea* et *Gluta* peuvent se séparer par la disposition des faisceaux libéroligneux, isolés chez les *Gluta*, réunis en lames libéroligneuses chez les *Melanorrhea*. Ces derniers possèdent en outre des poils sécréteurs assez nombreux, alors qu'ils sont rares chez les *Gluta*.

Quant au genre *Mangifera*, il semble synthétiser tous les caractères signalés dans ces différents genres. C'est ainsi qu'il se rattache très étroitement aux genres *Gluta* et *Melanorrhea* par les *M. fœtida*, *M. andamica*, *M. quadrifida*, qui possèdent un hypoderme à une seule assise de cellules plus ou moins sclérifiées. Le *M. Reba*, qui renferme des canaux sécréteurs dans le parenchyme de la nervure ou du pétiole, marque le terme de passage vers les *Anacardium*. Les *M. cæsia*, *M. lagenifera*, qui possèdent des canaux sécréteurs analogues, viennent encore accentuer ce rapprochement. D'autre part, ces deux espèces, renfermant des sclérites dans le mésophylle de la feuille, se rapprochent des *Bouea* et viennent par cela même établir une



certaine liaison entre les *Bouea* et les *Anacardium*. Ce rapprochement entre *Bouea* et *Mangifera* est encore rendu plus manifeste par la disposition des faisceaux libéroligneux des nervures médianes, qui sont isolés dans les deux *Mangifera* à sclérites ;

c'est là, nous l'avons fait remarquer, un caractère très particulier aux *Bouea*.

A part ces quelques espèces divergentes, la majorité des plantes du genre *Mangifera* présente des caractères communs, caractères qui s'éloignent peu de ceux des Anacardiacées en général. Ce genre mérite donc bien d'être le pivot du groupe des Mangiférées et l'on pourrait schématiser les résultats par le tableau ci-avant, qui montrerait l'enchaînement de ces différents genres. On pourra y constater, en outre, que les genres *Buchanania* et *Bouea*, qui au point de vue systématique présentent les plus grandes divergences, sont également ceux qui anatomiquement s'écartent le plus du groupe compact des autres Mangiférées.

LES CHAMPIGNONS DITS AMBROSIA

Par J. BEAUVERIE

Lorsque les circonstances nous mirent à même d'étudier les Champignons dits *Ambrosia* sur des pêchers attaqués par le *Tomicus dispar*, coléoptère qui exerce depuis deux ou trois ans ses ravages dans les vergers de certaines régions de la vallée du Rhône, nous dûmes bientôt remarquer que notre littérature botanique ne contenait rien sur les Champignons *Ambrosia*; elle est, en outre, presque aussi muette sur la question mieux connue d'animaux cultivateurs de Champignons, tels que certaines fourmis et termites.

Nous pensons que la question des animaux champignonnistes qui se pose aux confins de deux sciences : la Botanique et la Zoologie, est assez intéressante pour justifier la façon dont nous avons traité le présent mémoire. Nous n'avons pas voulu, en effet, nous contenter d'exposer seulement les modestes résultats de nos recherches personnelles, mais nous les avons incorporés à l'ensemble des faits acquis de manière à présenter une mise au point de la question des Champignons dits *Ambrosia*.

Neger, Professeur à l'École royale forestière de Tharandt (Saxe), est le savant qui s'est le plus occupé de la question, aussi devons-nous dire, dès à présent, que nous lui avons fait de fréquents emprunts.

DÉFINITION

On a désigné sous le nom fantaisiste d'*Ambrosia* des Champignons qui tapissent les galeries que certains insectes, notamment les Bostrychides, creusent dans l'intérieur du bois, ou bien qui recouvrent la paroi interne de la cavité des galles que pro-

duisent des insectes tels que des *Asphondylia* (genre Cécidomie).

Le Champignon est vraisemblablement introduit par l'insecte; il se comporte comme s'il était cultivé par lui et sert, d'une façon avérée, à l'alimentation de la larve.

Il existe là une sorte d'association symbiotique entre un animal et un Champignon; l'association, il est vrai, se fait surtout au bénéfice du premier, toutefois le Champignon doit à l'animal d'avoir été placé dans des conditions exceptionnellement favorables à son développement.

L'existence des Champignons *Ambrosia*, ainsi définis, n'a donné lieu que tout récemment à des études approfondies; cependant le cas d'animaux champignonnistes n'est pas nouveau, il est bien connu chez les fourmis et les termites, sans parler de l'homme, d'ailleurs bien moins habile que ces derniers à obtenir, pour son alimentation, des cultures pures de Champignons.

A. Möller (32) (1) nous a révélé d'une façon remarquable les rapports qu'entretiennent certaines fourmis du Brésil avec des Champignons, qu'elles cultivent à l'état très pur pour s'en nourrir. Avec les débris des feuilles qu'elles coupent en menus morceaux, elles font des boulettes dont elles édifient des murs, véritables meules à Champignons, ce sont les « Pilzgärten » des Allemands. Möller accentue encore la comparaison avec les cultures de l'homme en désignant sous le nom de *Kohlrabihäufchen* (choux-fleurs en petit tas) les minuscules mamelons qui hérissent la surface de ces jardins. Holtermann a décrit semblable phénomène pour les Termites exotiques et l'on a constaté, en outre, qu'un Champignon, le *Leptosporium myrmecophilum* Fresenius, habite les nids de notre termite indigène, le *Lasius fuliginosus* Latr.

Ce dernier cas a pu être observé fréquemment en Europe; on a ainsi constaté que la présence du Champignon n'est pas un fait accidentel, mais au contraire constant et signalé par tous les observateurs, qui étaient cependant le plus souvent des entomologistes. En outre, la question a fait l'objet d'un

(1) Ces numéros renvoient à l'Index bibliographique placé à la fin du mémoire.

travail spécial de G. von Lagerheim (37) et Neger a retrouvé près de Tharandt (Saxe), dans un nid de *Lasius*, un Champignon identique à celui qu'ont décrit Fresenius, en Allemagne occidentale, et Lagerheim en Suède.

Il est certain que la liste des animaux champignonnistes n'est pas close et qu'elle s'étendra au fur et à mesure des recherches nouvelles effectuées dans cette direction.

Certains insectes utilisent aussi des Champignons pour leur alimentation, mais sans qu'il soit permis de dire qu'ils les cultivent; comme le fait observer Neger, ils profitent simplement de leur présence. Ils devront donc être rangés dans une catégorie bien distincte de ceux dont nous venons de parler. Ce sont, par exemple, des espèces de *Diplosis* (genre *Cecidomia*), notamment ceux qu'on a rangés dans le groupe des *Mycodiplosis*, lesquels se rencontrent régulièrement sur les « gazons de Champignons » que forment certains *Uredo*, *Peronospora* ou *Erysiphe*.

Il ne faut pas oublier que le mot *Ambrosia* ne désigne pas un genre nouveau de Champignons et que c'est simplement un terme commode pour distinguer un ensemble de Champignons adaptés à un même état spécial; il a, par exemple, au point de vue langage, la valeur du mot « nectar » qui désigne l'adaptation de certaines parties de la fleur à un rôle spécial, quelle que soit l'espèce à laquelle appartient la fleur,

Ce terme unique a l'avantage de souligner la remarquable convergence existant, par le fait d'adaptation à des circonstances analogues, entre des animaux très divers tels que les fourmis et termites, les Bostrychides et les mouches mycophiles des galles.

HISTORIQUE

Il semble que le premier observateur qui ait signalé l'existence d'un revêtement adventice des galeries de Bostrychides xylophages soit Schmidberger en 1836 (22) ; encore ne s'est-il pas douté de la nature mycotique de ce revêtement. Il écrivait à ce sujet les lignes suivantes : « La galerie est entièrement recouverte d'une substance blanche assez épaisse, qui apparaît comme une

sorte de croûte saline. Je considère celle-ci comme une sorte d'*Ambrosia* dont les larves (je l'ai vérifié) se nourrissent exclusivement... ; elle se laisse facilement réduire sous les doigts en une fine poussière fondant sur la langue, elle est pourtant sans saveur marquée ». On voit que, abusé par sa croyance en la nature saline de l'*Ambrosia*, Schmidberger avait cru constater qu'il fondait sur la langue ; il n'en est rien en réalité. Il pensait encore que cette « croûte saline » provenait de la sève se concrétant en une masse albuminoïde que consommait l'insecte.

Quoi qu'il en soit des idées erronées de Schmidberger, on a conservé le nom d'*Ambrosia* pour l'appliquer au revêtement mycotique qui tapisse les galeries des Scolytides et dont il est évident que se nourrit l'insecte. Neger a tout récemment étendu le nom aux formations analogues des galles d'*Asphondylia*.

Ratzeburg, dans la première édition de son célèbre Traité *Forstinsektenkunde*, rapporte d'une façon dubitative l'observation et l'explication de Schmidberger. Dans la deuxième édition, il propose une hypothèse nouvelle concernant la présence de l'*Ambrosia* dans les galeries : sous l'influence des sécrétions de la femelle, le suc de l'arbre aurait subi une fermentation alcoolique et pris, par le mélange avec la sciure de bois, une consistance solide.

C'est en 1844 que Th. Hartig (10) reconnaît que l'*Ambrosia* est constitué par un Champignon. Il le désigne sous le nom de *Monilia candida* à cause de la ressemblance des cellules globuleuses en séries, qu'il présente du côté de l'intérieur de la galerie, avec les spores en chapelets de cette espèce.

On a reconnu plus tard qu'il n'y avait là qu'une simple convergence de forme ; les cellules de l'*Ambrosia* ayant cette disposition en série ne sauraient être assimilées à des spores, car elles ne possèdent pas la faculté de germer isolément.

Hartig observe, comme on l'a fait constamment après lui, que les parois des galeries tapissées par le Champignon prennent au bout d'un certain temps une coloration brun noirâtre comme si l'on avait promené sur elles un fil métallique incandescent. Il pensa d'abord que cette coloration était due à un produit éliminé par la femelle, mais il reconnut plus tard qu'elle était le résultat du brunissement du mycélium.

Les *Ambrosia* ont été ultérieurement plusieurs fois figurés par des auteurs allemands tels que Göthe, 1895, mais sans qu'aucun n'établisse de données nouvelles relatives à la classification de ces Cryptogames.

Vers 1897, Hubbard (13) publie une importante étude concernant le mode de vie des Coléoptères à *Ambrosia* de l'Amérique du Nord, tandis que Neger, poursuivant en Allemagne depuis plusieurs années des recherches sur ce sujet, donne en 1908 et 1909 le mémoire le plus important qui ait été consacré à la question (19). La première partie de ce mémoire concerne les galles d'*Asphondylia*, et la deuxième, les galeries de Scolytides. La question de l'*Ambrosia* des galles est maintenant connue dans ses éléments essentiels; on n'en peut dire autant de celle des Scolytides. Nos propres recherches, ajoutées à celles de nos prédécesseurs, ne nous ont pas permis encore d'élucider d'une façon parfaite la question de la position systématique du Champignon dans ce dernier cas.

I. — ÉTAT DE LA QUESTION DE L'AMBROSIA DES GALLES.

On ne connaissait, antérieurement aux travaux de Neger, qu'un très petit nombre de galles produites par des *Asphondylia* renfermant des Champignons constituant un revêtement interne de la paroi; on les désignait sous le nom générique de « Zoomycocécidies ». Neger propose de leur attribuer le nom de « Galles à *Ambrosia* », nom qui a l'avantage de marquer l'analogie existant entre ce phénomène et celui de la présence de Champignons dans les galeries d'insectes xylophages et, par extension, dans les nids des fourmis et des termites. Ce terme *Ambrosia* implique que, par l'intermédiaire de l'insecte, le Champignon est placé dans un milieu approprié à son développement ; il y puise sa nourriture et, en retour, l'animal s'alimente de ce Champignon. Il se produit donc un commensalisme, qui est particulièrement profitable à l'insecte.

Plantes qui portent des galles a Ambrosia. — Les premières galles à *Ambrosia* qui aient été décrites seraient celles que Baccarini (1), 1893, a signalées sur les bourgeons floraux de *Capparis spinosa ;* elles sont provoquées par l'*Asphondylia Capparis*.

Les autres galles à *Ambrosia* signalées sont, d'après Neger, les suivantes :

Sur *Prunus myrobalana*, produites par *Asphondylia Prunorum* Watchl. d'après les observations de Trotter (5, 1900) ;

Sur des espèces de *Verbascum*, produites par *A. Verbasci* (Walliot) Schiner ; sur *Scrophularia canina*, produites par *A. Scrophulariæ* Schiner (probablement identique à *A. Verbasci*). Le Champignon trouvé dans ces deux sortes de galles a été décrit par Baragli-Petrucci (2, 1905) ; ces galles ont été observées à nouveau par Neger, 1908, en quantité extraordinairement abondante sur la côte autrichienne.

Le *Coronilla Emerus* peut porter sur la tige des galles produites par *A. Coronillae*, elles renferment l'*Ambrosia*. Cette galle a été décrite par Löw à Miramar, près de Trieste ; Neger l'a aussi observée en immense quantité dans le parc du château de Miramar et dans la région voisine.

D'après Neger, il est très vraisemblable que toutes les galles d'*Asphondylia* développées sur Papilionacées (*Genista*, *Cytisus*, *Sarothamnus*, *Lotus*, etc. contiennent un champignon. Il l'a constaté, outre les cas des espèces précédemment citées, pour les galles de la tige de *Sarothamnus scoparius* (produites par *A. tubicola*? pour les galles du fruit de cette plante (*A. Mayeri* Liebel) ; pour les galles du fruit de *Genista tinctoria* et d'une espèce de Cytise. Cependant il ne paraît pas que toutes les galles d'*Asphondylia* renferment un revêtement mycotique. Neger a vainement recherché celui-ci sur les galles des fruits d'Ombellifères produites par *A. Umbellatorum*.

Neger considère que quatre questions se posent à l'esprit concernant la biologie des *Ambrosia* des galles et il s'efforce d'y répondre, comme nous allons le montrer dans les paragraphes suivants.

I. — Le champignon est-il un facteur nécessaire de la vie des insectes des galles ou bien sa présence constitue-t-elle un phénomène fortuit, peut-être même gênant pour le développement de la larve ?

Loin d'être nuisible, le Champignon paraît être nécessaire ou

tout au moins utile au développement de l'insecte. Cela résulte des observations suivantes de Neger :

Il a examiné des centaines de galles d'*Emerus* et de *Sarothamnus* ; elles présentaient, presque sans exceptions, le revêtement mycotique de la paroi interne, généralement bien développé, parfois même très puissant. Baragli constate le même phénomène sur les galles de *Verbascum*. Le mycélium recouvre exactement toute la surface de la paroi interne, de telle sorte que l'animal ne peut être directement en contact avec cette paroi; il ne saurait, par suite, puiser son aliment qu'aux dépens du Champignon lui-même.

Est-ce à dire que le Champignon soit indispensable à l'alimentation de la larve et celle-ci ne peut-elle, dans certains cas, trouver directement les aliments qui lui sont nécessaires dans les sucs des cellules de la paroi de la galle? Neger n'ose répondre d'une façon absolue. Il a constaté, chez des galles d'*Emerus*, où le Champignon était parcimonieusement réparti, que le développement de la larve était retardé, mais, d'autre part, dans des galles du fruit de *Sarothamnus*, où le Champignon ne recouvrait qu'une petite partie des chambres de larve, l'animal présentait cependant une apparence normale; enfin il a constaté encore un autre cas extrême où le Champignon se développait d'une façon tellement exubérante que l'insecte était asphyxié. Ce fait s'est produit dans quelques cas chez des galles d'*Emerus*.

Mais ces trois cas constituent de rares exceptions à la règle, que l'on peut énoncer ainsi : l'animal d'une galle poursuit son développement jusqu'à l'imago dans les meilleures conditions si la paroi intérieure de la galle est recouverte par le mycélium d'un Champignon.

L'examen cytologique de ces *Ambrosia* vient appuyer l'hypothèse de leur rôle dans l'alimentation de l'insecte. Neger n'a peut-être pas poussé assez loin cet examen, mais il est vraisemblable que leur constitution interne se rapproche de celle des cellules de l'*Ambrosia* de certains Scolytides, tels que le *Tomicus dispar*, comme se rapprochent aussi les caractères morphologiques ; or nous avons constaté que les cellules globuleuses de celui-ci sont très riches en substances de réserve : glycogène, huile, corpuscules métachromatiques, etc. Le rôle

d'aliment paraît spécialement dévolu aux cellules globuleuses, bien plus qu'au mycélium. Nous avons vu que lesdites cellules n'ont pas la valeur de conidies comme l'avait cru Hartig ; ensemencées elles ne donnent pas de germination, et pour réussir une culture il faut se servir d'une portion entière du revêtement de la galle ou de la galerie. Aussi longtemps que la larve est contrainte de s'alimenter, le Champignon est blanc et présente les cellules globuleuses en files dont nous avons parlé. A la fin du stade larvaire, vers l'époque de la métamorphose, les séries de cellules, d'après Neger, s'accroissent en s'amincissant en filaments mycéliens de couleur sombre et, avec le temps, toutes les parties du revêtement mycotique prennent cette teinte foncée.

Neger tire encore argument de la comparaison de ces galles avec celles qui ne présentent pas de champignon. Celles-ci offrent très souvent des poils internes et il semble juste d'admettre que les filaments du revêtement mycotique jouent le même rôle que ces poils. Dans d'autres cas, il est vrai, ces poils internes manquent, les animaux sucent alors les cellules épidermiques qui sont remplacées au fur et à mesure de leur destruction.

Neger se fonde sur le fait que l'*Ambrosia* semble assumer la suppléance des poils pour le comparer aux mycorhizes ectotrophes. De même que les filaments de Champignon croissant autour d'une racine empêchent le développement des poils absorbants et en remplissent le rôle, de même l'*Ambrosia* remplacerait les poils ou papilles internes de la galle, ces poils étant considérés ici comme servant à l'alimentation de larves d'insectes.

II. — Comment le champignon puise-t-il ses aliments dans les tissus de la galle?

Le processus est variable suivant les galles.

Neger constate que dans les galles de *Verbascum* le mycélium s'étend entre les ébauches des étamines (hypertrophiées mais restées à un stade embryonnaire), il s'adapte à celles-ci par un organe spécial, sorte d'épiderme ou couche absorbante très

mince, mais il ne pénètre pas dans les tissus, contrairement à la description de Baragli-Petrucci (*loc. cit.*).

Neger établit que, chez d'autres galles, les hyphes peuvent produire des suçoirs intercellulaires, tels sont les cas des galles de *Scrophularia* et celles des fruits de *Sarothamnus scoparius* (*Asphondylia Mayeri*); il en donne des figures (fig. 1).

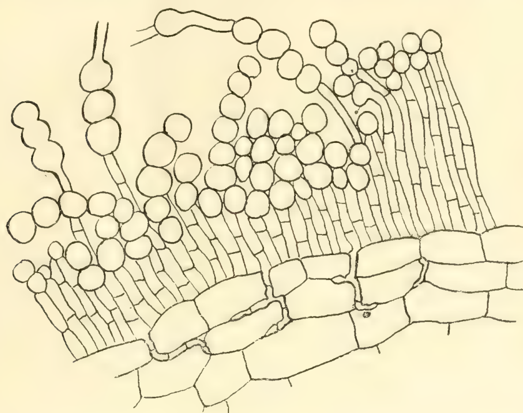


Fig. 1. — Aspect du Champignon dans la galle produite par *Asphondylia Mayeri* (d'après Neger).

Dans les premières l'*Ambrosia* comporte du côté de la cavité de la galle, les cellules globuleuses en chapelet précédemment décrites; du côté de la paroi il est constitué par des filaments mycéliens parallèles qui envoient dans les tissus de celle-ci des prolongements exactement intercellulaires pouvant atteindre, dans le cas extrême, jusqu'à la quatrième rangée de cellules.

Dans le cas du *Sarothamnus scoparius* les choses se passent d'une façon analogue, cependant il peut arriver que la couche de pseudo-parenchyme mycélien immédiatement en contact avec la paroi n'envoie pas de prolongements intercellulaires et se comporte comme une couche absorbante « *saugschicht* ».

Enfin dans les galles d'*Emerus* les suçoirs intercellulaires semblent faire complètement défaut ; en revanche la couche absorbante de pseudo-parenchyme est généralement fortement développée.

III. — Les champignons Ambrosias ont-ils constitués par une espèce déterminée, constante pour une même espèce de galle ? Quelle est la place, dans la systématique, des champignons dits Ambrosia ?

Ces questions, abordées par Baccarini (1), paraissent avoir été résolues par Neger (4).

On a pu se demander tout d'abord si l'*Ambrosia* ne provenait jamais que d'une seule et même espèce de Champignon. L'observation directe et la méthode des cultures pures montrèrent bientôt que l'on avait affaire à des espèces différentes suivant les cas ; les Champignons des Termites sont des Hyménomycètes (1), ceux des galles, nous le verrons, ont été rapportés par Neger à des *Funghi imperfecti* du genre *Macrophoma* et ceux des galeries des Bostrychides, moins bien connus d'ailleurs, proviennent d'espèces constantes pour les divers cas.

La faculté de former l'*Ambrosia* n'est donc pas un attribut d'un Champignon déterminé et unique, c'est une propriété commune à diverses espèces, capables de s'adapter à certaines conditions d'habitat très particulières.

a) *Galles d'Emerus.* — Neger est arrivé à démontrer que le Champignon de l'*Ambrosia* de ces galles est un *Macrophoma* à l'aide des observations et des expériences de culture suivantes :

1° Il prélève des portions du revêtement mycotique et les ensemence sur divers milieux nutritifs tels que gélatine nutritive, pain stérilisé, tige de *Coronilla emerus*. Dans beaucoup de cas le mycélium ne s'accroissait pas, mais dans d'autres la culture se développait. Comme cela se conçoit, elle était souvent souillée d'impuretés parmi lesquelles apparaissait fréquemment un *Hormodendron*. Dans les cas où la culture était pure on obtenait un mycélium d'abord incolore, plus tard vert grisâtre et finalement presque noir. Dans des conditions appropriées, ce mycélium

(1) Petch, à Ceylan, admet que le véritable Champignon des termitières est une Agaricinée, le *Volvaria arrhiza* B. et Br., fréquent, à l'état parfait, aux alentours des nids ; cependant il ne le démontre pas d'une façon certaine. Dans un intéressant travail, paru pendant l'impression de notre mémoire, MM. Jumelle et Perrier de la Bâthie (43) étudient les termitières du Boina, dans l'île de Madagascar ; ils n'ont jamais rencontré ces Hyménomycètes, mais ont observé, au contraire, la présence constante d'un *Xylaria*.

arrive à produire des pycnides. Lorsque ces dernières ont atteint leur maturité (ce qui ne se réalise pas toujours), elles contiennent des filaments basilaires, incolores, unicellulaires et courts portant des conidies qu'il est facile d'identifier aux conidies des *Macrophoma*.

2° Des galles fraîches sont placées dans du sable humide, après quelques semaines elles sont couvertes de pycnides de *Macrophoma*.

3° Neger a pu constater, en observant des galles restées en place, à Miramar, abandonnées depuis longtemps par l'animal, qu'elles étaient couvertes de points noirs que le microscope révèle comme étant des pycnides de *Macrophoma*.

4° Il existe exceptionnellement de telles pycnides sur les galles encore vertes et parfois même encore habitées.

Si elles se développent sur des galles mortes, les pycnides sont situées à peu près exclusivement du côté de la face extérieure de la paroi de la galle ; le mycélium doit donc traverser toute l'épaisseur des tissus déjà mortifiés pour venir former ses appareils reproducteurs.

Nous insistons sur ce fait que signale Neger, à savoir que les pycnides obtenues en milieu artificiel (et aussi sur tige stérilisée d'*Emerus*) restent fréquemment stériles, c'est-à-dire n'atteignent pas la maturité. Elles ne renferment alors aucune spore mais seulement un noyau blanchâtre peu différencié. On verra par la suite que nous avons constaté un fait analogue avec l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar* qui nous a donné, dans les galeries mêmes, de nombreux conceptacles qui sont toujours restés stériles.

On pourrait se demander si ce *Macrophoma* des galles ne proviendrait pas d'un Champignon se trouvant habituellement sur le végétal. Neger démontre qu'il n'en est rien. C'est ainsi que l'on trouve abondamment sur les rameaux morts de *Coronilla Emerus* un *Phoma*, le *Ph. Coronillæ* West. dont les caractères sont nettement différents de ceux du *Macrophoma* des *Ambrosia* : chez le premier les pycnospores sont elliptiques ou allongées et arrondies aux extrémités, elles ont 8-12 et quelquefois 15 μ de long ; chez le second, elles sont terminées en pointe aux deux extrémités et leur longueur

atteint plus du double, soit 21-25 μ et parfois même 28 μ. On ne peut donc admettre qu'il s'agisse du même Champignon et Neger se croit bien fondé à faire une espèce nouvelle, qu'il désigne sous le nom de *Macrophoma Coronillæ Emeri* Neger. Cette espèce, adaptée à la vie symbiotique avec l'*Asphondylia Coronillæ*, ne se trouve que chez les galles de cet insecte.

Neger arrive, de la même façon, à déterminer que les *Ambrosia* des galles suivantes appartiennent au genre *Macrophoma* :

b) Galles des fruits de *Sarothamnus scoparius* (*Asphondylia Mayeri*) ;

c) Galles des tiges de la même plante (*A. tubicola*) ;

d) Galles des boutons floraux de *Verbascum* (*A. Verbasci*) ;

e) Galles des boutons floraux de *Scrophularia canina* (*A. Scrophulariæ. = A. Verbasci ?*)

Résumé et conclusions des recherches faites sur les Ambrosia des galles.

Neger résume comme suit, surtout d'après ses recherches personnelles, les connaissances actuellement acquises sur les *Ambrosia* des galles :

1° La plupart des mouches de galles du genre *Asphondylia* se nourrissent d'une façon prépondérante ou exclusive d'un Champignon qui tapisse la paroi interne de la galle. Au point de vue morphologique, ce Champignon présente du côté de la cavité de la galle des séries de cellules globuleuses en chapelet qui rappellent absolument la disposition des *Ambrosia* des galeries que les Scolytides creusent dans le bois. Le rôle et la morphologie de ces Champignons autorisent à désigner sous le nom de « galles *Ambrosia* » les galles qu'ils habitent.

2° Le mycélium du Champignon se nourrit le plus souvent par des sucoirs intercellulaires ou par une couche absorbante spéciale de pseudo-parenchyme appliquée contre la face interne de la paroi de la galle.

3° Les Champignons des galles d'*Asphondylia* sont des espèces appartenant au genre *Macrophoma*. Les conceptacles ne se forment ordinairement pas du côté de la cavité mais vers la surface externe de la paroi de la galle. Ils se produisent, dans

la grande majorité des cas, seulement lorsque l'animal a abandonné la galle et alors que les tissus commencent à se mortifier.

4° Ces *Macrophoma* paraissent n'exister qu'en relation avec les galles où on les trouve et non à l'état libre. Ils ne sont pas identiques avec les autres espèces de *Phoma* très répandus sur les plantes hospitalières considérées.

5° Le Champignon semble vraisemblablement être apporté par la mère au moment de la ponte de l'œuf ; il trouve dans l'intérieur de la galle des conditions très favorables de développement. A vrai dire la question de l'apport des germes du Champignon dans la galle n'est pas encore nettement éclaircie.

II. — LES AMBROSIA DES BOSTRYCHIDES.

Nous avons indiqué au commencement de ce mémoire comment fut interprétée, par les premiers observateurs, la présence du revêtement intérieur des galeries des insectes xylophages. Rappelons que Schmidberger (1836) le croyait constitué par un simple exsudat concrété provenant du bois lui-même ; plus tard Hartig (1844) en reconnaît la nature mycotique, mais il faut arriver aux travaux récents de Hubbard (1897) et de Neger (1908-1909) pour trouver une étude approfondie de la question.

Nous avons pu nous-même, à l'occasion d'abondants matériaux d'arbres fruitiers infectés par le *Tomicus dispar* reçus de la vallée du Rhône, nous livrer à un assez long examen d'un des cas les plus typiques d'*Ambrosia* (1).



Fig. 2. — Le *Tomicus dispar* individu mâle. La longueur réelle est de 2 millimètres.

Fig. 3. — Individu femelle. Longueur réelle 3 millimètres.

Nous allons établir l'état actuel de nos connaissances sur les

(1) Nous ne reparlerons pas ici des caractères de la maladie elle-même, véritable fléau qui a fait périr par centaines les arbres fruitiers dans la vallée

Champignons *Ambrosia* des Insectes xylophages en nous servant surtout des travaux de Hubbard et Neger et en y adjoignant les résultats de nos propres observations.

On sait que les Coléoptères du groupe des Bostrychides, et particulièrement les *Bostrychus* (*Tomicus* ou *Xylelorus*) creusent des galeries dans le bois ou dans l'écorce des arbres afin d'y déposer leurs œufs. Ce sont les galeries qui se prolongent dans le corps ligneux dont les parois offrent le revêtement mycotique *Ambrosia*.

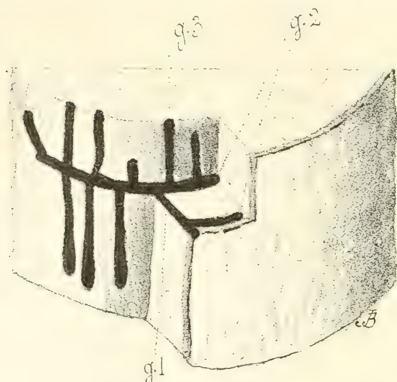


Fig. 4. — Schéma de la disposition des galeries creusées dans le bois par le *Tomicus dispar*.

On conçoit facilement que les insectes qui vivent dans le bois même aient plus besoin, que ceux qui se développent entre le bois et l'écorce, du concours d'un auxiliaire pour assurer leur alimentation. En effet, dans ce dernier cas, l'insecte est placé dans une région riche en sève et en substances alimentaires variées; li n'en est plus de même dans l'aubier où l'aliment est réparti avec parcimonie surtout au point de vue des albuminoïdes. Aussi le Champignon intervient-il très heureusement en drainant

du Rhône, notamment aux environs du Péage-de-Roussillon, et qui peut s'attaquer à un grand nombre d'arbres feuillus ou résineux. Nous avons rappelé ces caractères avec détails dans l'*Horticulture nouvelle*, Lyon, 1909 (7'). Nous donnerons seulement ici quelques figures : l'une (fig. 4) montre, d'une façon schématique, la disposition qu'affectent les galeries dans le bois, les chambres de ponte se trouvent aux extrémités des galeries formant les ramifications ultimes ; la figure 5 est la représentation, en grandeur naturelle, des ravages causés dans un rameau de Pêcher; on remarquera que certaines galeries font le tour de la branche à la périphérie du bois dans les tissus les plus vitaux ; dans ce cas, la portion du végétal située au-dessus de cette sorte d'anneau est tuée net par arrêt de la circulation de la sève. La figure 6 met en évidence le revêtement blanc que forme le champignon à l'intérieur de la galerie.

autour de la galerie jusqu'à une certaine profondeur les substances alimentaires disponibles, et en les présentant aux larves de l'insecte sous la forme de ses propres éléments. Dans le cœur du bois, où l'aliment deviendrait par trop rare, les galeries ne pénètrent pas.

Certains insectes peuvent, il est vrai, s'alimenter aux dépens du bois lui-même sans l'intermédiaire d'un Champignon, mais ils sont adaptés à laisser passer dans leur corps une très grande quantité de bois broyé (Ex. : Anobies, Guêpes de bois ou Sirex) et arrivent ainsi à retenir l'aliment qui leur est nécessaire.

On peut rattacher à cette notion de la nécessité qu'éprouvent les insectes xylophages à *Ambrosia* de cultiver un Champignon qui assurera l'alimentation de leur descendance, l'instinct qu'ils possèdent de n'enfoncer leurs chambres d'incubation que dans du bois de plantes vivantes ou au moins fraîchement abattues, plus rarement dans des souches encore fraîches. En effet, c'est seulement dans ces conditions, et non dans le cas du bois sec d'un arbre mort ou abattu depuis longtemps, que le Champignon pourra trouver les aliments qui sont nécessaires à son développement et l'eau notamment.


Fig. 5. — Aspect des dégâts causés par le *Tomicus dispar* dans une branche de pêcher (grand. natur.).

Les cultures des Champignons par les animaux sont-elles des cultures pures ?

On remarque, chez tous les animaux adaptés à la nutrition par l'intermédiaire d'un Champignon (fourmis, termites, mouches à galles (*Asphondylia*), Bostrychides), une remarquable tendance à obtenir ce Champignon à l'état pur. Il existe cependant des différences suivant l'animal qui est l'artisan de cette culture.

Chez les uns le processus mis en œuvre réalise un haut degré de perfectionnement, chez les autres il donne des résultats moins parfaits et ne fait qu'approcher de la culture pure.

Chez les Termites le substratum qui servira à la culture est stérilisé par suite de la digestion qu'il a préalablement subie dans l'intérieur du corps de l'insecte ; seuls les germes du Champignon cultivé échappent à son action stérilisatrice. L'animal met donc inconsciemment en œuvre une « méthode sélective ». Les fourmis, les mouches des galles à *Ambrosia* et les Bostrychides arrivent à un résultat analogue d'une manière toute différente. En effet, les germes d'*Ambrosia* apportés par l'animal de l'habitat qu'il vient d'abandonner, sont déposés librement, en même temps que d'autres germes, dans l'intérieur de son habitation nouvelle. Dans le cas des galles et des galeries le substratum est naturellement pur, les germes divers pourront se développer, surtout dans les galeries du bois librement ouvertes à l'extérieur ; mais ceux de l'*Ambrosia*, spécialement adaptés, prendront vite l'avance sur les autres et se développeront bientôt presque exclusivement.

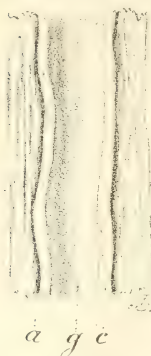


Fig. 6. — Une portion de galerie observée à la loupe : C, revêtement produit par un Champignon.

Principales espèces connues de Scolytides vivant en relation avec un Ambrosia.

Les principaux Scolytides « mangeurs de champignons » sont les trois suivants, dont le cas est signalé (sinon bien connu) depuis longtemps :

Le *Xyleborus dispar* (1) ; cet insecte s'attaque à des arbres vivants, souvent dépérissants, rarement abattus, ou à des souches encores fraîches. Sa diffusion est des plus considérables et il

(1) Nous décrivons avec détails ces insectes au point de vue mœurs et dégâts, dans notre livre *Le Bois*. Gauthier-Villars, Paris, 1905, p. 481-551.

attaque beaucoup d'essences feuillues : Chêne, Hêtre, Érable, Charme, Orme, Frêne, Platane, Châtaignier, etc., et aussi les arbres fruitiers tels que les Pêchers et Poiriers, etc. On l'a même signalé sur la Vigne ;

Le *Xyleborus lineatus* ; il ne perce jamais que du bois frais de résineux, par exemple le Sapin ou l'Épicéa, dans les entrepôts, scieries, chantiers, etc. ;

Le *Xyleborus domesticus* ; il ne perfore que des bois fraîchement abattus et évite toujours avec soin les régions où le bois est pourri. Il est exclusif aux feuillus, son essence préférée est le Hêtre ; il s'attaque à l'Aune, à l'Érable et parfois au Chêne.

Il existe peu d'observations, au point de vue que nous envisageons, sur les autres Bostrychides du bois :

Le *Platypus cylindriformis* est un insecte assez rare qui, d'après les observations de Strohmeyer (24), évite avec soin de faire passer ses galeries dans les régions du bois déjà contaminées, comme cet auteur l'avait antérieurement démontré pour le *X. domesticus*. C'est ainsi que le *Platypus cylindriformis* attaquant le Hêtre évitera le « faux-cœur » de cet arbre s'il existe ; or on sait que ce faux-cœur ou « cœur rouge » (1) a ses éléments envahis par le mycélium de divers Champignons ;

L'*Hylecœtus* (*Lymexylon*) *dermestoides* (ce Coléoptère n'appartient pas au groupe des Bostrychides) doit être rangé également dans la catégorie des insectes à *Ambrosia*, comme il résulte des observations de Strohmeyer (26) et Neger (19). Ces animaux évitent dans la disposition de leurs galeries les parties des souches d'arbres qu'attaque l'*Agaricus melleus* et les autres places de bois pourrissant ;

D'après Hubbard on trouve, dans les galeries du *Xyleborus Saxeseni* Ratz., un Champignon qui offre des filaments fructifiés dressés, plus ou moins ramifiés, et portant à leur extrémité des cellules renflées en boules auxquelles il attache la valeur de conidies. C'est une espèce très polyphage, attaquant les résineux : Épicéa, Pin sylvestre, Mélèze ; les feuillus : Chêne, Hêtre, Orme, Aune, Bouleau, Érable, Tilleul, Peuplier, et les frui-

(1) Nous traitons l'intéressante question du « cœur rouge du hêtre » dans notre livre *Les Bois Industriels*. Encycl. scientifique, O. Doin, 1910, p. 107.

tiers. Il aime les bois qui conservent encore leur sève et n'est d'ailleurs pas très fréquent.

On signale encore des Champignons dans des galeries d'autres insectes : *Cerambyx Scopoli*, *Tetrapium luridum* ; mais il reste à savoir dans quelle mesure ils peuvent servir au développement de l'animal.

La question du « bois bleu ».

On peut se demander s'il n'existe pas quelques rapports entre la question des Champignons *Ambrosia* et le phénomène de la production du « bois bleu » (1).

Il se manifeste dans les forêts du South Dakota, aux États-Unis, une singulière altération du bois du *Pinus ponderosa*, un des arbres qui donnent le *pitchpin*. Un Coléoptère Bostrychide, le *Dendroctonus ponderosæ*, perce l'écorce et creuse des galeries dans l'intérieur du bois ; ces galeries se tapissent bientôt d'un revêtement de champignon. Il y aurait lieu de rechercher, à la clarté des études récentes, si le Champignon est introduit par l'insecte ou si les spores pénètrent dans les galeries sans son intervention ; la question est intéressante au point de vue pratique comme au point de vue théorique. Quoi qu'il en soit, le Champignon ne se contente pas d'habiter les galeries et les régions circonvoisines ; dès que l'arbre est tué du fait de l'insecte, il envahit tout le corps ligneux qui prend, sous son influence, une belle teinte d'un bleu foncé. Le bois, dont les cellules sont bourrées de mycélium, est devenu plus compact, plus dur et plus résistant, il n'est pas plus sujet que le bois normal à la décomposition, à condition qu'il soit conservé bien sec (état que l'on obtient rapidement), et avec les précautions usuelles.

Cette altération s'est manifestée sur une immense quantité de bois dans l'État dont nous avons donné le nom.

D'après Schrenk, il existerait, concurremment au Champignon qui produit le bois bleu, un Champignon à cellules incolores qui resterait cantonné dans la galerie même et dans le voisinage immédiat et n'aurait aucun rapport avec le premier.

(1) Nous relatons l'histoire du « bois bleu » dans notre livre *Le Bois*. Gauthier-Villars, Encycl. industrielle. Paris, 1905, p. 424-441.

H. von Schrenk rapporte le Champignon du bois bleu au *Cerastomella pilifera*, mais si nous en jugeons par les recherches ultérieures, notamment celles de Neger, il se pourrait que ce ne soit pas là la véritable fructification de ce Champignon, mais une simple impureté existant dans les galeries. Les *Ceratostoma* ou *Cerastostomella* étant fréquents sur les arbres des forêts, peuvent facilement contaminer de leurs spores les parois des galeries, la question de l'identité spécifique du Champignon du bois bleu ne nous paraît donc pas tranchée avec certitude.

Rapports de l'Insecte et du Champignon.

Nous avons dit plus haut comment s'expliquait qu'un Insecte eût besoin du secours d'un Champignon drainant pour lui l'aliment lorsque vivant profondément dans le bois il ne saurait trouver, en un milieu aussi pauvre, en azote surtout, l'aliment qui lui est nécessaire. Nous ajouterons que nous avons souvent vu, à l'aide de la loupe, le corps ovoïde, blanc luisant des jeunes larves, reposant à même sur le duvet du Champignon. On conçoit mal qu'elles puissent se nourrir d'une autre substance que celle de ce duvet qui recouvre les galeries sans solution de continuité.

D'après Hubbard, le Champignon croît sur des particules qui ont dû passer par le canal digestif de l'animal. L'observation directe de l'état des galeries ne vérifie nullement cette assertion, nous avons toujours vu, chez le *Tomicus dispar*, que les filaments mycéliens pénètrent directement dans le bois surtout au niveau des cavités des vaisseaux. L'explication d'Hubbard lui était sans doute suggérée par l'observation de Petch sur les jardins de Champignon des termites habitant le bois : dans ce cas la végétation mycotique se développe toujours sur une substance qui a passé par le tube digestif de l'animal. Ce processus de digestion opère une véritable stérilisation du substratum, éliminant tous les germes étrangers à ceux du Champignon qui produit habituellement la culture.

Il reste à savoir comment peuvent s'équilibrer les deux éléments de cette association : le Champignon et l'Insecte, comment tous deux peuvent vivre côte à côte sans que l'un entraîne la perte de l'autre.

On peut se demander pourquoi le Champignon, par le fait de son développement, n'envahit pas la totalité des chambres de puppes et ne produit pas l'étouffement de l'Insecte. Suivant Hubbard, ce phénomène ne se produit pas parce que l'animal est à même d'endiguer, en quelque sorte, ce développement de telle façon qu'il n'y a jamais surproduction. Neger fait judicieusement remarquer que, s'il en était ainsi, les chambres de puppes vides, les galeries où l'Insecte est mort ou dont il s'est échappé, devraient être envahies complètement par l'*Ambrosia*; or il a observé des chambres de larve vides, du *Xyleborus lineatus*, où la végétation de l'*Ambrosia* était des plus chétives.

Il faut remarquer, à ce propos, que les cellules en chapelets de l'*Ambrosia* ne sont point l'homologue de conidies. Neger n'a jamais obtenu que des résultats négatifs en essayant de les faire germer sur différents milieux; nous les avons nous-même ensemencées sur divers substratum (jus de pruneaux, liquide de Raulin, solution de dextrose, carotte, pomme de terre, etc.), en gouttelettes suspendues dans des cellules van Tieghem, sans plus de succès. Par conséquent il n'y a pas à craindre que ces cellules germant dans la cavité de la galerie ne viennent encombrer l'insecte par leur prolifération.

Nous croyons que le non envahissement par le Champignon de tout l'espace qui lui est offert peut s'expliquer simplement par ce fait qu'il possède normalement des dimensions qui ne comportent pas cet envahissement; sa taille limite, du côté de l'espace libre des galeries, est compatible avec la libre circulation de l'Insecte. Ce fait a permis l'association de l'animal et du Champignon, sans quoi la sélection naturelle eût entraîné la disparition de l'un ou de l'autre.

Conditions présidant au développement des champignons Ambrosia dans les galeries. Comment ces conditions sont-elles favorables?

Ces Champignons trouvent dans les galeries, outre un aliment suffisant, un substratum naturellement stérile et particulièrement bien aéré. En effet, non seulement l'air circule dans les galeries mais encore il existe dans les vaisseaux du bois où

s'enfoncera le mycélium. C'est là une condition essentielle dont Münch (16), dans ses intéressantes recherches sur l'immunité et la réceptivité des plantes ligneuses, a fait ressortir l'importance. Pour la plupart des parasites facultatifs et des Champignons qui habitent le bois une certaine quantité d'air est une condition de vie indispensable. Les parties de plantes qui présentent leur turgescence normale, c'est-à-dire qui sont plus ou moins gorgées d'eau, sont par cela même excellemment protégées contre lesdits Champignons.

La croissance des Champignons *Ambrosia* dépend de la présence de l'air au contact du substratum. Ces champignons sont aérobies, comme le démontre Neger à l'aide de diverses expériences.

Le mycélium floconneux du Champignon *Ambrosia* de *Xyleborus dispar*, obtenu sur gélatine, se comporte très différemment suivant qu'il s'enfonce dans le substratum ou qu'il s'élève dans l'atmosphère ; dans le second cas il se développe beaucoup plus rapidement que dans le premier.

Les insectes mettent à même les Champignons qu'ils cultivent, de satisfaire leur besoin d'oxygène grâce à l'aération de leurs galeries toujours maintenues libres de sciure. L'*Hylecœtus dermestoides*, qui n'a été signalé comme champignonniste que tout récemment, montre une frappante analogie avec les Bostrychides du bois quoique n'appartenant pas à ce groupe. Comme on le sait, il expulse chaque jour une quantité considérable de sciure en se servant pour cela d'un appendice postérieur disposé comme une sorte de pelle.

Les autres Insectes habitant le bois, qui ne se nourrissent pas de Champignon, n'écartent pas la sciure avec autant de soin (ex. *Anobium*) ; beaucoup, comme les *Sirex*, obturent au contraire leurs galeries par un bouchon compact situé vers l'extérieur de celles-là.

C'est sans doute cet écartement de la sciure qui permet l'introduction de germes étrangers à l'*Ambrosia* dont le développement vient rendre plus ou moins impur le « gazon » mycotique.

Enfin une certaine quantité d'eau est toujours nécessaire au développement des Champignons, c'est ce qui explique que

l'*Ambrosia* n'apparaisse que dans des bois frais ou récemment abattus et qu'il n'existe pas dans le bois de cœur.

Comment le champignon Ambrosia est-il apporté dans les galeries du bois?

La question de l'origine des gazons de Champignon ne paraît pas encore nettement éclaircie. Cependant une observation s'impose, à savoir que l'apport des germes n'est certainement pas livré au hasard.

Neger appuie cette assertion des observations suivantes :

1° La forme des cellules d'*Ambrosia* est, comme cela a été démontré de bonne heure (10), constante pour certains Bostriches, par exemple *Xyleborus lineatus* et *X. dispar* où les cellules sont disposées en files de *Monilia*, tandis qu'elles sont réunies en boules pédicellées chez le *X. Saxeseni*, comme l'a décrit Hubbard.

2° Dans une observation de Tredl, cet auteur trouve sur une coupe de tige de pommier des colonies de *X. dispar* et, à côté, des colonies de *X. Saxeseni*. L'*Ambrosia* de chacune des colonies avait les formes caractéristiques ci-dessus, ce qui serait peu compréhensible si l'introduction du champignon *Ambrosia* était abandonnée au hasard.

3° Chez le *X. lineatus*, Neger a recherché le point de départ de l'*Ambrosia*, dans la galerie maternelle, jusque vers l'orifice d'entrée de l'Insecte et a trouvé qu'il n'existe jamais dans le tube d'entrée une végétation de Champignon semblable à l'*Ambrosia*. Les séries de cellules en *Monilia* caractéristiques, se rencontrent à une certaine distance de l'entrée et proches des chambres de larves.

4° Les filaments mycéliens formés par le gazon *Ambrosia* dans l'intérieur du bois se trouvent toujours seulement dans le voisinage immédiat des galeries. Déjà, à une distance de quelques millimètres le bois est dépourvu de mycélium.

Toutes le raisons précédentes établissent surabondamment que ce n'est pas un Champignon quelconque qui s'installe dans les galeries pour former l'*Ambrosia*, mais une espèce déterminée, adaptée au commensalisme avec une espèce donnée de xylophage.

La question étant ainsi circonscrite, il nous reste à établir comment le germe dudit Champignon est apporté dans la galerie. Il est très vraisemblable que le germe est introduit par la femelle au moment de la ponte, mais de quelle manière?

Dès nos premières observations nous avons été frappé de ce fait que les femelles du *Tomicus dispar*, qui sortent des galeries, emportent entre les stries et les petites denticulations de leurs élytres, des cellules globuleuses de l'*Ambrosia*; il serait naturel de penser que ces cellules serviront à l'ensemencement. Nous savons cependant qu'elles n'ont pas la valeur de spores et ni Neger, ni nous-même n'avons pu réussir à les faire germer, ce qui peut faire fortement douter qu'elles aient un rôle dans la propagation de l'*Ambrosia*. Il est prudent cependant de faire observer, à ce propos, que les conditions réalisées dans l'intérieur des galeries sont assez spéciales pour permettre là ce qui ne s'est pas réalisé ici.

Neger, tout en faisant lui aussi cette objection, semble démontrer expérimentalement l'incapacité des cellules globuleuses à propager l'*Ambrosia*. Il transporte des femelles essaimantes de *Xyleborus lineatus* et *X. dispar* sur un substratum nutritif stérilisé et approprié, en flacons de Freudenreich. Dans aucun cas il n'obtenait de végétation de Champignon *Ambrosia*. Il se déve-veloppait, par contre, sur le pain, par exemple, divers autres Champignons que l'on voit fréquemment accompagner l'*Ambrosia* dans les galeries; il se produisait notamment une assez grande quantité de petits amas blancs d'une espèce de levure.

Nous attirons l'attention sur cette dernière constatation de Neger, nous avons nous-même trouvé dans les galeries du bois que nous avons eu l'occasion d'étudier une levure de *Dematium* qui y paraissait constante. Nous verrons plus loin que si ce *Dematium* n'est sans doute pas l'*Ambrosia* même, il a du moins une importance notable.

Il reste encore la possibilité que les germes soient apportés dans l'intérieur du corps de l'Insecte.

Hubbard va particulièrement loin en admettant un acte conscient de la part de l'Insecte qui apporterait le mycélium sur une couche de sciure disposée avec soin, tandis que les excréments des larves serviraient de fumier.

Morphologie des champignons Ambrosia.

Dans le cas du *Tomicus dispar* que nous avons personnellement étudié, une coupe passant par une galerie montre les zones suivantes en allant de l'intérieur de la galerie vers le bois (Pl. I).

a) Les cellules globuleuses, incolores, disposées en chapelets ou séries dont la ressemblance avec le *Monilia candida* avait déjà frappé Hartig (Pl. I, fig. 2). Nous avons vu plus haut que ces cellules ne se comportent pas comme des spores et qu'on n'a pu réussir à les faire germer ;

b) Un stroma de filaments enchevêtrés d'un brun plus ou moins pâle ;

c) Un stroma plus compact à éléments à parois plus épaisses et d'un brun foncé (voir notamment Pl. III, fig. 1, et Pl. V, fig. 5). C'est dans cette partie profonde que nous avons vu se creuser des conceptacles qui sont restés vides ou n'ont montré qu'une masse hyaline contractée et indistincte. Des filaments brunâtres, et de moins en moins colorés à mesure qu'on les considère plus profondément situés dans le bois, s'enfoncent dans les vaisseaux surtout et quelquefois dans les cellules des rayons médullaires (voir notamment les planches I, III, fig. 1, et V, fig. 1). C'est à la présence de ces filaments bruns qu'est due la nuance sombre du bois que l'on observe au voisinage des galeries (fig. 5 et 6). Elle ne provient nullement d'une modification de la couleur des éléments du bois.

Exceptionnellement les cellules arrondies caractéristiques de l'*Ambrosia* pénètrent dans les vaisseaux (Pl. II, fig. 2).

Enfin nous avons constamment observé dans les matériaux (de même provenance) que nous avons étudiés, des cellules de levures situées dans la partie la plus profonde du stroma, entre lui et le bois ; elles pénètrent, en outre, dans les cavités des fibres et sont remplacées, dans les rayons, par des kystes. Il est à noter que lorsque l'on trouve des kystes dans les rayons on n'observe plus nulle part de levures et inversement. Nous insistons ailleurs sur la signification de ces levures et de ces kystes. (Pour les levures, voir les Pl. I, II (fig. 1) ; pour les kystes, Pl. III, fig. 1, et Pl. V, fig. 5).

Cette organisation se retrouve dans ses grandes lignes chez le *Tomicus lineatus*.

Nous pouvons donc faire une première catégorie d'*Ambrosia* caractérisés par des cellules arrondies, en file.

Dans d'autres cas, qui formeront, si l'on veut, une deuxième catégorie, les filaments mycéliens ne constituent pas de stroma, ils produisent simplement des ramifications courtes se dressant dans l'intérieur de la cavité et portant à leurs extrémités des cellules renflées en boules qu'Hubbard considère comme des conidies, ex. : *Xyleborus Saxeseni*. Nous pouvons placer dans ce groupe, d'après Neger, l'*Hylecœtus dermestoides*.

Hubbard estime que les *Ambrosia* du premier type répondent aux xylophages dont les chambres de ponte sont bien séparées et bien délimitées, tandis que ceux du second type sont propres aux Coléoptères dont les larves se trouvent dans une chambre commune, de forme irrégulière, qu'elles creusent et agrandissent en tous sens.

Étude du Dematium des galeries.

Nous venons de dire comment des cellules de levures existaient dans les galeries au-dessous du stroma ainsi que des kystes dans les rayons médullaires. Des cultures répétées en milieux variés nous ont permis d'attribuer ces formations à un *Dematium* voisin ou identique au *D. pullulans*.

Nous avons fait des ensemencements principalement sur carotte, pomme de terre, jus de pruneaux, liquide de Raulin, jus de courge gélosé, sol. de dextrose, etc.

Sur carotte nous obtenions un mycélium brun verdâtre constitué par des filaments toruleux à cellules irrégulièrement renflées et souvent très volumineuses (Pl. V, fig. 4). Au-dessous du mycélium se trouvaient des cellules-levures.

Sur jus de pruneaux, dextrose, Raulin, etc., se produisaient des formes levures et mycéliennes. Nous en avons figuré un assez grand nombre pour nous dispenser d'insister (Pl. IV). Elles présentent nettement les caractères morphologiques d'un *Dematium*. Signalons notamment : une série de formes fumagoïdes, des cellules s'isolant et se multipliant d'une façon scissi-

pare, etc. Les levures arrivent à se présenter (Pl. IV, fig. 10) avec des caractères identiques aux levures que nous avons observées directement dans les galeries; c'est le cas, par exemple, des vieilles cultures sur carottes après plusieurs reports.



Fig. 7. — Culture sur jus de courge gélosé, ensemencée ensuite sur glucose. 1/100. Observée après cinq mois de végétation sur ce dernier milieu. (Oc. 6 et obj. im. 1/12, Zeiss.)

Ce *Dematium* arrive à produire des kystes identiques à ceux que l'on trouve dans les rayons médullaires du bois (Pl. IV, fig. 7). Ce fait vient étayer notre dire concernant l'identité spécifique des cellules-levures des galeries et des kystes des rayons. Ces kystes des rayons ont présenté parfois une division en deux ou trois cellules à l'intérieur de la membrane (Pl. III, fig. 3, k.) fait qui a été signalé chez les *Dematium*.

Tous ces faits et toutes ces formes sont absolument analogues à ceux qu'a décrits L. Planchon, d'une façon consciencieuse et détaillée, dans son travail sur « L'influence du milieu sur les Dématiées, 1900 », à propos du *Dematium pullulans*.

Les caractères cytologiques confirment l'identification que nous avons faite. En effet, des fragments mycéliens, obtenus sur jus de pruneaux, fixés à l'alcool et colorés au bleu Unna

avec régression au *glycerinäthermischung*, montrent les corpuscules métachromatiques souvent groupés dans de grandes vacuoles, et, dans les cellules levures, dans de petites vacuoles situées aux deux pôles (Pl. V, fig. 1). Des filaments fixés au formol ou au picroformol et colorés par la méthode de Heidenhain (hématoxyline au fer) ont montré qu'il y avait plusieurs noyaux dans chaque cellule (fig. 8). Ces noyaux comportent un karyosome fortement coloré entouré d'une zone claire. Tous ces caractères concordent avec ceux que Guillermond a constatés dans son étude cytologique d'un *Dematium* sp. (9).



Fig. 8. — Filament de Champignon provenant des galeries du *Tomicus dispar*, coloré par l'hématoxyline au fer. On voit plusieurs noyaux par cellule. (Oc. c. 6, obj. im. 1/12, Zeiss.)

Nous avons donc établi, d'une façon qui ne nous semble pas douteuse, que dans les galeries du *Tomicus dispar*, par nous observées (cela est peut-être lié à la provenance de nos matériaux d'étude) existait d'une façon constante un *Dematium* qui s'y présente tantôt sous forme de levures placées sous le stroma, tantôt à l'état de kystes situés dans les cellules des rayons. Ce *Dematium* est si abondant que sa présence constitue un point important dans l'étude de la flore des galeries de *Tomicus*.

Il reste à savoir si ce *Dematium* constitue une simple impureté par rapport à un Champignon *Ambrosia* ou si c'est ce Champignon lui-même. Nous étudions plus loin cette question.

Position systématique des Champignons dits Ambrosia.

Si la question du mode d'introduction du Champignon *Ambrosia* dans les galeries n'est pas nettement élucidée, celle de sa place dans la classification paraît l'être moins encore. Neger a cependant patiemment poursuivi cette étude et nous l'avons abordée nous-même dans le cas du *Tomicus dispar*. Nous allons donner l'exposé de l'état actuel de la question en montrant sa complexité et en faisant ressortir les raisons qui rendent sa solution difficile à trouver.

Hubbard avait émis l'opinion que les Champignons des *Am-*

brosia sont des *Ceratostomella*, et Neger se rangeait à cette manière de voir lors de ses premières recherches, mais il l'abandonna complètement par la suite. Il reconnut en effet que si les *Ceratostomella* ne font à peu près jamais défaut (quant à nous, nous n'en avons, au contraire, jamais rencontré), ils n'ont rien à faire avec l'*Ambrosia* même.

La première opinion émise résultait des constatations suivantes :

Des portions de bois contenant du mycélium, et prélevées dans le voisinage immédiat des chambres de larves de *Xyleborus lineatus*, avaient été transportées sur un sol nutritif approprié (pain, gélatine, bois trempé dans la solution de Knop). Dans de nombreuses cultures il se développait des *Graphium* (forme secondaire des *Ceratostomella*) et des périthèces conformes à ceux que Münch (15) a décrits comme *Ceratostomella picea*. Dans les cultures faites de semblable manière avec l'*Ambrosia* du *Xyleborus dispar*, il obtenait, dans un grand nombre de cas, des *Ceratostomella* avec un bec très court ; les *Graphium* ne se formèrent pas chez cette espèce.

Dans les galeries de *X. domesticus* s'est montré encore un *Ceratostomella*, lequel était différent des deux autres espèces ; il ne s'est pas produit de périthèces mais seulement le *Graphium*.

L'apparition constante des *Ceratostomella* dans les cultures et dans les galeries était bien faite pour donner à penser que c'était là l'appareil fructifère de l'*Ambrosia*. Cependant Neger ne put jamais réussir à obtenir, en partant du mycélium de ces *Ceratostomella*, les formes caractéristiques de l'*Ambrosia*. Le résultat négatif de très nombreuses cultures lui fit abandonner sa première hypothèse, il fallait trouver ailleurs la solution du problème.

Il existe, en outre, suivant Neger, un caractère physiologique remarquable permettant de distinguer les deux Champignons *Ambrosia* et *Ceratostomella* lorsqu'ils sont à l'état de mycélium stérile. Les cultures pures du premier, sur pain ou gélatine nutritive, produisent une odeur très intense, voisine de celle de la fraise ou de l'ananas, évidemment attribuable à la production d'éthers de fruits. Les cultures de *Ceratostomella* sont sans odeur ou ne produisent qu'une très faible odeur de pourriture.

Neger conclut de son étude que les *Ceratostomella* ne sont que des impuretés du « gazon de Champignon » du *X. dispar* et aussi du *X. lineatus*.

En prélevant avec les précautions usuelles le Champignon dans les parties des galeries les plus récemment creusées, il arrive à obtenir des cultures exemptes de *Ceratostomella*, mais où apparaissent parfois (bien que rarement) des bactéries et des levures. Lorsque la culture est pure, il observe l'odeur caractéristique d'éthers de fruits.

L'*Ambrosia* du *X. lineatus* paraît très proche de celui du *X. dispar* sans qu'il y ait pourtant identité. Il produit aussi dans les cultures une odeur de fruits.

Nous ajouterons que, contrairement à ce qui s'est produit fréquemment dans les cultures réalisées par Neger et à ce qu'il a pu trouver par l'observation directe du Champignon dans les galeries, nous n'avons jamais rencontré de *Ceratostomella*. Ce fait confirme l'opinion de ce savant que ce dernier Champignon n'est qu'une impureté de l'*Ambrosia* ; les circonstances locales l'ont faite abondante chez lui tandis qu'elle faisait défaut chez nous. Par contre, nous avons constamment trouvé, non seulement dans nos cultures, mais dans les galeries et le bois même, des levures abondantes. Neger en a rencontré parfois, mais il ne parle pas du pullulement de ces organismes, sans doute parce que les milieux qu'il a employés (pain, pomme de terre, gélatine nutritive, bois arrosé de la solution de Knop) étaient peu favorables à leur végétation, à l'encontre de ceux dont nous avons fait le plus souvent usage : jus de pruneaux, carotte, etc.

Résultats donnés par la culture du Champignon Ambrosia du Xyleborus dispar.

Dans l'espoir d'obtenir des spores caractéristiques permettant d'établir la position systématique de cet *Ambrosia*, Neger a cultivé le Champignon du *Xyleborus dispar* sur des substratum très divers. Cependant ces expériences, poursuivies pendant toute une année, sont toujours sans résultats. Il ne s'est produit que les deux formes de croissance suivantes :

1° Le mycélium. Il se développe dans les solutions nutritives, dans ce cas la partie immergée croît lentement ; sur gélatine nutritive il pousse très vite à la surface. Il se cultive encore sur pain, pomme de terre, bois (trempé dans la solution de Knop ou dans une solution de dextrose), etc.

Il est d'abord incolore, puis gris verdâtre (à ce stade l'odeur de fruit est fortement marquée), et enfin brun foncé noirâtre ;

2° L'*Ambrosia*, c' st-à-dire des séries parallèles de cellules vésiculeuses, formant une masse dense conforme de tous points à l'*Ambrosia* naturel.

Les cellules de cet *Ambrosia* sont excessivement riches en glycogène (nous avons vérifié ce fait et constaté aussi dans l'*Ambrosia* la présence de nombreuses gouttelettes d'huile) ; on semble fondé à admettre que ces cellules possèdent une valeur nutritive pour le développement de l'insecte.

Les conditions d'apparition de l'*Ambrosia* paraissent être surtout l'épuisement du substratum nutritif. Sur un sol fortement nutritif tel que le pain, gélatine nutritive, pomme de terre, etc., le mycélium se formera d'abord. C'est seulement lorsqu'il aura atteint une certaine épaisseur et pris une teinte brune qu'apparaîtront de petites masses d'*Ambrosia* ; sur bois trempé de solution de Knop la formation d'*Ambrosia* est bien plus belle.

Du bois de tilleul ou de chêne frais constituent un substratum particulièrement favorable pour l'obtention d'une grande quantité d'*Ambrosia*. Sur l'aubier de chêne le Champignon croît particulièrement bien (même sans sol. de Knop) ; sur le cœur, au contraire, s'il se produit un mycélium aérien, il n'apparaît pas de masses d'*Ambrosia*, il manque vraisemblablement ici, ajoute Neger, les hydrates de carbone utiles. Sur des bois résineux le champignon du *T. dispar* produit un mycélium aérien prépondérant et seulement d'une façon exceptionnelle la forme *Ambrosia*. Si le mycélium croît immergé dans une solution nutritive il n'arrivera à donner les cellules en files de l'*Ambrosia* que s'il peut atteindre la surface du liquide. L'accès de l'air paraît donc nécessaire à la production des coussinets *Ambrosia*.

Neger a obtenu par la culture de l'*Ambrosia* du *Xyleborus*

lineatus des résultats tout à fait analogues à ceux que donnait le *X. dispar*.

Conclusions concernant la position systématique des Champignons Ambrosia de Tomicus dispar et de Tomicus lineatus.

Comme on l'a vu, il ne ressort rien de précis des travaux de Neger à ce point de vue. Il ne s'est produit dans ses cultures aucune de ces formes caractéristiques qui permettent d'assigner à un Champignon une place définitive dans la classification : ni formes conidiennes, ni périthèces. A peine peut-on retenir ce fait que l'*Ambrosia* présente dans les cultures, d'après ce savant, une odeur caractéristique.

Il ne faut pas, nous l'avons vu, assimiler comme l'avait fait Hartig d'après une analogie de forme, ce Champignon aux *Monilia*.

Neger a une tendance à opérer un rapprochement entre ces Champignons et les *Endomyces* ; c'est du moins, pense-t-il, une hypothèse qu'il est permis d'envisager. En effet, ces organismes, dont les substratum naturels sont des souches d'arbres (*E. Magnusii*, *E. vernalis*) ou de vieux Champignons à chapeau (*E. decipiens*), forment ordinairement dans les solutions nutritives un mycélium fortement ramifié, dont les extrémités se disjoignent en oidies. Tous les *Endomyces* développent — autant qu'elles ont été étudiées à ce sujet — en solution nutritive un « bouquet » très caractéristique de pommes cuites. On retrouve des caractères analogues chez les *Ambrosia* en question.

Jusqu'à présent cette hypothèse ne doit être considérée que comme une simple suggestion.

Les faits que nous avons acquis nous-même, loin de solutionner le problème, semblent le rendre encore plus confus et plus difficile.

Le fait nouveau que nous apportons est la présence constante d'une levure dans les galeries. Cette levure existe généralement dans la partie profonde du stroma attenant à la paroi ligneuse (Pl. I) et supportant, du côté de l'intérieur de la galerie, les files en chapelet de l'*Ambrosia*. Quand les cellules levures manquent nous avons toujours trouvé dans les cellules des rayons médul-

laires des cellules arrondies brunes, à parois épaisses, véritables kystes (Pl. III, fig. 1, et pl. V, fig. 5). Nous les considérons comme des formes enkystées du Champignon qui donne la levure. Les deux formes ne semblent pas coexister, elles paraissent répondre à une adaptation à des conditions de vie différentes dans les deux cas. Nous verrons tout à l'heure pourquoi nous pensons que ces deux formes correspondent à deux états distincts d'un seul et même Champignon.

Outre le Champignon levure, nous trouvons un stroma plus foncé dont les filaments s'enfoncent du côté du bois dans les vaisseaux et plus rarement dans les rayons médullaires. Ce stroma produit du côté de la cavité de la galerie les cellules globuleuses en files caractéristiques de l'*Ambrosia* (Pl. I, II, III et V).

Le stroma, au bout de plusieurs semaines (alors que les échantillons de rameaux de pêchers que nous étudions se désséchaient) se creusait de cavités (Pl. I, II et III) analogues à celles qui précèdent la formation des pycnides et des périthèces. Nous espérions que ces formes d'appareils reproducteurs allaient se produire et nous permettre d'établir l'identité spécifique du Champignon *Ambrosia*, il n'en a rien été ; après quatre ou cinq mois ces cavités ou « conceptacles » sont restés vides et immatures.

Par comparaison avec les faits que Neger a décrits dans le cas des *Ambrosia* des galles, on peut se demander si l'*Ambrosia* des xylophages, que nous étudions ici, n'est pas un *Macrophoma*. En effet ces deux *Ambrosia* d'origine différente présentent de grandes similitudes de caractères morphologiques (voir par exemple le cas des galles de *Sarothamnus* (fig. 1) et, de plus, les conceptacles pycnidiens des galles avortent souvent, demeurant dans l'état des cavités que nous signalons dans le stroma des *Ambrosia* de xylophages : ces dernières pourraient donc bien être des conceptables stériles de *Macrophoma*.

On peut formuler une autre hypothèse qui nous paraît d'ailleurs moins vraisemblable que la précédente.

La coexistence des deux formes : stroma à conceptacles avec cellules d'*Ambrosia* d'une part, cellules levures d'autre part, porte à se demander si elles ne répondent pas à des états diffé-

rents d'une seule et même espèce. Dans le but de vérifier cette hypothèse nous avons fait des cultures en milieux très variés, mais nous n'avons pu malheureusement arriver à ensemencer isolément la forme *Ambrosia* proprement dite et la forme levure, voici pourquoi. Les cellules en chapelet, nous l'avons vu, sont incapables de germer; isolées elle brunissent et meurent, elles ne permettent donc pas d'obtenir des cultures; quant au stroma sous-jacent, il nous a été impossible de le prélever sans être certain de ne pas entraîner les cellules levures qui y adhèrent par la face inférieure.

Ces ensemencements nous ont donné les formes *Dematium* que nous avons décrites p. 55 et figurées Pl. IV.

Rarement apparaissait la forme *Ambrosia* avec cellules en files. Cependant sur carotte nous avons obtenu des filaments toruleux d'un brun verdâtre entre lesquels s'élevaient au bout de plusieurs semaines des mamelons hémisphériques blancs (Pl. III, fig. 2 et 3) constitués par des masses stromatiques supportant des rangées de cellules arrondies identiques à celles des galeries. Au-dessous du mycélium se trouvaient des végétations en levure de *Dematium*.

Les faits qui pourraient militer en faveur de l'hypothèse de la continuité du *Dematium* et de l'*Ambrosia* sont les suivants (aucun n'est d'ailleurs absolument probant) :

1° Leur présence simultanée et constante dans les galeries. On peut objecter qu'il peut y avoir là deux espèces vivant côte à côte et que la constance du phénomène s'explique parce que les matériaux que nous avons examinés provenaient tous d'une même origine;

2° Certaines de nos cultures, telles que celles sur carotte dont nous avons parlé un peu plus haut, ont produit en des points localisés la forme *Ambrosia* proprement dite émergeant de formes *Dematium*. Mais on peut ne voir là que le fait du développement simultané de deux Champignons dont l'un se développant plus lentement que l'autre, parce qu'il est placé dans des conditions moins favorables au point de vue de la concurrence vitale, n'arrive que tardivement à se faire jour à l'extérieur de la culture;

3° L'existence de formes conceptacles se produisant dans le

stroma n'est pas en contradiction avec les possibilités de développement d'un *Dematium*. On a signalé chez ceux-ci la production de cavités, sortes de conceptacles qui, comme dans notre cas, n'évoluent pas;

4° Les *Dematium* peuvent, dans certaines conditions, produire des filaments placés parallèlement les uns aux autres, dont les cellules s'arrondissent comme celles des files de l'*Ambrosia* (fig. 9). Cependant, dans le cas du *Dematium*, ces cellules sont brunes, tandis que celles de l'*Ambrosia* sont blanches et ne brunissent que lorsque le Champignon est placé dans de mauvaises conditions et dépérit.

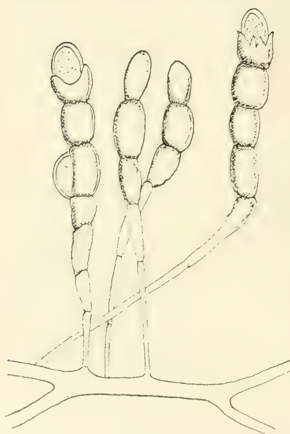


Fig. 9. — Culture du *Dematium pullulans* sur éponge imprégnée d'acétate de sodium (d'après L. Planchon [21], Pl. IV, fig. 16).

Ajoutons que si cette hypothèse n'a pas été envisagée par Neger, qui cependant signale à plusieurs reprises l'existence de levures dans les galeries et les cultures, c'est peut-être que les milieux de culture dont il s'est servi étaient peu favorables à la végétation en *Dematium*. Nous répétons d'ailleurs que nous n'indiquons le rapprochement de l'*Ambrosia* et du *Dematium* que comme une hypothèse d'une réalité fort douteuse.

On peut enfin admettre, avec Neger, que les *Ambrosia* ont perdu la faculté de produire leurs appareils fructifères caractéristiques par suite d'une adaptation très ancienne à des conditions de vie tout à fait spéciales. Il se passerait là un fait analogue à celui de la simplification, de la dégradatien que subissent certains organismes, tels que ceux de la fermentation, que l'homme cultive depuis les temps les plus reculés; les espèces ne peuvent plus guère être distinguées qu'à l'aide de caractères physiologiques. Cependant, dans un cas spécial, Neger pense pouvoir soutenir que c'est une espèce d'*Endomyces* qui joue le rôle d'*Ambrosia*. C'est le suivant :

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

5434-09. — Corbeil. Imprimerie Crété.

86e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XI. Nos 2, 3 et 4

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI. — Nos 2, 3 et 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juin 1910
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
HUITIÈME SÉRIE (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
NEUVIÈME SÉRIE (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. HÉBERT et A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. BOULE

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

Champignon Ambrosia de l'Hylecœtus dermestoides (Limexylon).

L'*Ambrosia* des galeries de cet insecte, décrit par Neger, se présente avec des caractères nettement différents de celui des galeries des *Tomicus dispar* et *lineatus*. Aux extrémités de ramifications courtes et trapues se trouvent des Chlamydospores globuleuses, le plus souvent solitaires (fig. 10) ; elles tapissent

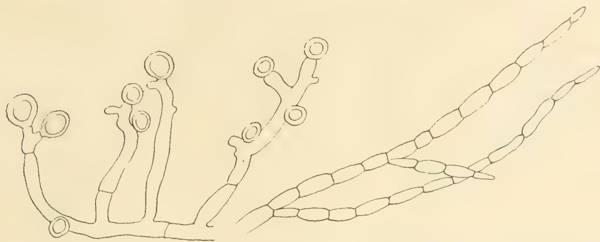


Fig. 10. — Champignon Ambrosia de *Hylecœtus dermestoides* produisant d'une part des chlamydospores et, d'autre part, divisant ses filaments d'une façon qui rappelle les oidium (gross. 150). (D'après Neger).

ainsi, sous une très faible épaisseur, la paroi de la cavité des galeries et servent, vraisemblablement, à l'alimentation des larves.

L'*Hylecœtus dermestoides* perce aussi bien les bois feuillus que les résineux et paraît transporter partout avec lui son Champignon adapté ; du moins Neger a toujours trouvé le même Champignon dans les bois feuillus ou résineux attaqués par cet insecte.

La culture du Champignon réussit très facilement si on transporte sur un substratum approprié une portion de bois contenant du mycélium et provenant des régions avoisinant une galerie. Les cultures sont cependant fréquemment rendues impures par les appareils fructifères d'un *Ceratostomella* possédant des conidies globuleuses jaunâtres et non blanches comme dans les autres cas.

L'*Ambrosia* de l'*Hylecœtus* croît bien sur pain, bois, solutions nutritives diverses, gélatine nutritive. Il se développe d'autant mieux que l'accès de l'air est rendu plus facile, le mycélium est alors fort épais (jusqu'à 10 μ de diamètre), le protoplasme est granuleux et riche en vacuoles.

Il se produit dans les cultures une ramification en arc retourné en arrière comme une sorte de vrille que Neger considère comme très caractéristique et qu'il compare aux boucles que Lindner a décrites chez l'*Endomyces fibuliger*. Il n'a jamais pu constater l'existence de communication s'établissant entre les contenus des cellules du rameau et de l'hyphe principal qui arrivent en contact.

Sur gélatine nutritive, ou dans les solutions, il ne se produit généralement pas de spores. Neger a observé, dans quelques cas, que dans la solution nutritive dextrose, à une température élevée (30°), l'extrémité du mycélium se désarticule en sortes d'oïdies (fig. 10), mais dont il n'a pas observé la disjonction. Les spores caractéristiques, identiques à celles que l'on trouve dans les galeries, se produisent si le mycélium, fortement nourri (sur solution nutritive à la dextrose), est transporté sur un substratum nutritif peu favorable tel que la pomme de terre; elles ont apparu aussi parfois sur pain. Lorsque ces spores se produisent abondamment leur masse apparaît blanche et comme caséeuse et rappelle alors beaucoup l'aspect de l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar*. Neger n'a pas pu jusqu'ici observer la germination de ces spores (qui sont vraisemblablement des spores durables).

Dans toutes les cultures, et en particulier dans celles obtenues sur solution de dextrose, il se produit un remarquable bouquet rappelant l'odeur des pommes cuites.

Le produit de la distillation du liquide de culture, additionné d'iode et de potasse, dégage une odeur d'iodoforme en même temps que se produit un précipité jaunâtre. Quoique la réaction de l'iodoforme ne prouve pas d'une façon exclusive la présence de l'alcool éthylique Neger pense qu'il peut être vraisemblable d'admettre que le Champignon possède la faculté de faire fermenter le dextrose en alcool.

Neger trouve dans l'examen des caractères précédents des raisons suffisantes pour admettre qu'on a affaire à un *Endomyces*. Il n'a cependant pu réussir à trouver des ascospores. Quant à l'examen cytologique, il ne saurait être d'aucun secours pour définir le genre *Endomyces*, attendu que ces caractères sont variables : Chez l'*Endomyces decipiens* les cellules (mycélium,

chlamydospores, oïdies) sont uninucléées, d'après Dangeard, tandis qu'elles sont polynucléées chez *E. Magnusii*.

Quoi qu'il en soit, Neger, après avoir passé en revue les diverses espèces d'*Endomyces* connues, constatant que le Champignon *Ambrosia* de l'*Hylecœtus* ne ressemble à aucune d'elles, en fait une espèce nouvelle sous le nom de *Endomyces Hylecœti* Neger. Cette espèce se trouverait seulement dans les galeries du Coléoptère auquel elle se trouve adaptée. Comme le fait observer Neger lui-même cette détermination ne saurait être considérée comme certaine. Nous avons eu l'occasion d'examiner des cultures de Neger et d'en faire des ensemencements sans que cet examen nous permette de nous ranger à l'opinion de l'auteur.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons mis au point dans ce mémoire la question des Champignons *Ambrosia*, telle qu'elle apparaît après les travaux de Neger principalement, en intercalant les résultats de nos observations personnelles. On comprend sous le nom générique d'*Ambrosia* les Champignons fort divers qui tapissent les cavités des galles que produisent les *Asphondylia*, ou les galeries que creusent à l'intérieur du bois certains insectes xylophages dont la plupart appartiennent au groupe des Scolytides.

L'espèce de Champignon constituant l'*Ambrosia* est déterminée suivant la nature spécifique de l'insecte.

Nous avons résumé plus haut les conclusions de Neger se rapportant à l'*Ambrosia* des galles. Il a établi notamment que l'insecte se nourrit du Champignon et montré par quelle adaptation ce dernier puise sa nourriture dans les tissus de la plante hospitalière; il a enfin déterminé la nature spécifique de ces Champignons qu'il faut rattacher au genre *Macrophoma*.

Les Champignons *Ambrosia* des galeries d'insectes xylophages ont pour ces derniers l'utilité de drainer dans le bois un aliment parcimonieusement réparti, surtout au point de vue des matières azotées, et de le mettre à la portée des larves sous la forme d'une sorte de « gazon mycotique » sur lequel elles reposent. Ces insectes

à *Ambrosia* creusent leurs galeries seulement dans le bois assez frais et dans l'aubier, car, dans ces conditions seulement le Champignon trouvera l'eau et les aliments nécessaires à son développement. Il rencontre encore dans les galeries une circonstance très favorable : l'aération utile à ses exigences d'aérobie. Cette aération a, d'autre part, pour conséquence d'entraîner une contamination assez fréquente du « gazon de Champignon » par des « mauvaises herbes », autrement dit des impuretés diverses dont les plus répandues sont des *Ceratostomella* (Hubbard, Neger) et des formes levures (Neger et nous-même). On peut dire, malgré cela, que ces « cultures » des galeries de Scolytides, établies sur le milieu naturellement stérile qu'est l'intérieur du bois, constituent des cultures pures. Il est remarquable, à ce propos, que l'insecte ne fait jamais traverser à ses galeries une région où le bois est préalablement altéré ou contaminé.

Certaines questions importantes que comporte cette étude ne sont pas encore nettement éclaircies, ce sont notamment les deux suivantes :

1° De quelle façon les Champignons des *Ambrosia* sont-ils ensemencés dans les galeries ; 2° quelle est leur identité spécifique?

En ce qui concerne la deuxième question, Neger rapporte l'*Ambrosia* de l'*Hylecœtus dermestoides* à un *Endomyces Hylecœti* Neger ; mais, de son propre aveu, cette identification reste douteuse.

Les Champignons des galeries des *Xyleborus dispar* et *lineatus* peuvent être aisément cultivés. Ils sont très voisins l'un de l'autre, sans être identiques, d'après Neger qui n'a pu obtenir de formes caractéristiques permettant de les classer.

Nous avons nous-même cultivé assez longtemps l'*Ambrosia* du *X. dispar* sans être plus heureux. Néanmoins nous avons obtenu quelques faits nouveaux :

1° Nous avons trouvé sous le stroma qui supporte les cellules en files caractéristiques de l'*Ambrosia*, entre lui et le bois, des massifs de cellules levures. Ces levures étaient constantes dans nos échantillons, provenant tous, il est vrai, d'une même origine. Lorsqu'elles faisaient défaut nous trouvions toujours alors des sortes de kystes arrondis dans les cellules des rayons médul-

laires. Ces kystes correspondent à un état particulier du Champignon qui produit la levure, comme nous a permis de l'établir la méthode des cultures pures.

Les cultures nous ont montré que les cellules levures appartiennent à un *Dematium*. Celui-ci n'est peut-être qu'une simple impureté de l'*Ambrosia*, mais son abondance et sa fréquence le rend intéressant presque au même titre que ce dernier.

2° Le stroma s'est creusé, après quelques mois, de très nombreuses cavités ressemblant à des conceptacles, mais ils n'ont évolué ni en pycnides, ni en périthèces ; après plus de cinq mois ils étaient encore vides.

En culture sur milieux artificiels nous avons obtenu à la fois les formes de l'*Ambrosia* proprement dit et le *Dematium*. Nous avons établi avec détail les raisons qui pourraient militer en faveur de l'hypothèse que *Ambrosia* et *Dematium* constituent un même Champignon ; toutefois l'explication suivante nous paraît moins sujette à caution :

Les *Ambrosia* de certaines galles présentent avec ceux des galeries du *Tomicus dispar* de grandes similitudes au point de vue morphologique ; c'est ainsi qu'existent, dans les deux cas, du côté de la cavité, les mêmes files de cellules globuleuses en chapelet. Neger a en outre montré que l'*Ambrosia* des *Asphondylia* produit des conceptacles qui tantôt restent vides et immatures, tantôt évoluent en pycnides de *Macrophoma*. Étant donnés ces faits il nous semble que l'on puisse admettre, par analogie, que les conceptacles restés vides, que nous avons vu se former en grande quantité dans le stroma de l'*Ambrosia* du *Tomicus dispar*, sont des pycnides non évolués d'un *Macrophoma* et que cet *Ambrosia* doit être rattaché au genre en question de *Funghi imperfecti*. Une longue adaptation à des conditions de vie, tout à fait spéciales a pu faire perdre au Champignon la faculté de mener à évolution complète ses appareils reproducteurs.

Les figures et planches que nous donnons à la suite de ce mémoire apportent une contribution nouvelle à la connaissance des caractères du Champignon *Ambrosia* des galeries du *Tomicus dispar*.

BIBLIOGRAPHIE

I. — Ambrosia des Galles (1).

1. Baccarini, Sopra un curioso cecidio della *Capparis Spinosa*. *Malpighia*, vol. VII, 1893.
2. Baragli-Petrucci, Il micozoocecidio del *Verbascum*. *Nuove giornale bot. ital.* (N. série), vol. XII, 1905.
3. Holtermann, Pilzbauende Termiten. *Schwendener Festschrift*, 1899.
4. Neger (F.-W.), Ambrosiapilze. *Bericht. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1908, Bd XXVI, a. p. 735-754.
5. Trotter, Entomocecidii della flora italia. *Nuove giornale bot. ital.*, nuova série, vol. VIII, 1900.

II. — Ambrosia des galeries de Xylophages.

6. Beauverie (J.), Le Bois, Gauthier-Villars, édit. Paris, 1905.
7. Id., Les Bois industriels, O. Doin, édit. Paris, 1910.
7'. Id., Sur une maladie des pêchers dans la vallée du Rhône. *L'Horticulture nouvelle*. Lyon, 1909.
8. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie, Heft IX, 1891.
9. Guilliermond (Al.), Recherches cytologiques sur les levures et quelques moisissures à formes levures. Lyon, 1902.
10. Hartig (Th.), Ambrosia des Bostrychus dispar. *Allgem. Forst-und Jagdzeitung*, *XIII*, 1844, S. 73.
11. Hedgcock (G.), Studies upon some chromogenic fungi which discolor wood. *17 Report Miss. Bot Garden*, 1906.
12. Höhnel (F. von), Fragmente zur Mycologie Mitt. *V. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien*. Bd CXVII, Abt. I. 1908.
13. Hubbard (H.-C.), The Ambrosia beetles of the united states U. S. *Departement of agriculture, division of entomology*, 1897.
14. Lindner (P.), Endomyces fibuliger n. sp., ein neuer Gärungspilz und Erzeuger der sog. Kreidekrankheit. des Brotes. *Wochenschrift f. Brauerei*. Bd XXIV, 1907, S. 469-474.
15. Münch, Die Blaufaule des Nadelholzes. *Naturw. Zeitschr. f. Land-und Forstwirtschaft* Bd V u. VII, 1907 u. 1908.
16. Id., Untersuchungen über Immunität und Krankheitsempfänglichkeit der Holzpflanzen, Ebenda. Bd VII, 1909.
17. Neger (F.-W.), Die pilzzüchtenden Bostrychiden. *Naturw. Zeitschr. für Forst-und Landwirtschaft*, 6 Jahrg., 1908, p. 274-280.
18. Id., Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer. *Centralb. f. Bact. u. Paras Kunde*. Abt. II, Bd XX, 1908, S. 279.
19. Id., Ambrosiapilze. *Berichte d. Deutschen Bot. Ges.* Bd XXVI a, 1908, S. 735-755 et Bd XXVII, 1909, S. 372-389.
20. Id., Die reaktion der Wirtpflanze auf den Angriff des *Xyleborus dispar*. *Naturw. Zeitschr. f. Forst-und Landw.*, 1909, S. 407-413.

(1) D'après Neger.

21. Planchon (L.), Influence de divers milieux chimiques sur quelques champignons du groupe des Dématiées. *Ann. des Soc. nat. bot.* Paris, 1900.
22. Schmidberger, Uber *Bostrychus dispar* in *Kollar. Naturgeschichte d. schadlichen Insekten in Beziehung auf Landwirtschaft und Forstkultur. Wien*, 1837.
23. Schrenk (H. von), The « bluing and the » red rot of the western yellow-pine, with special reference to the blackhills forest reserve. *U. S. départm. of agriculture, Bureau of plant industry*, 1903.
24. Strohmeyer, *Platypus* var. ? *cylindriformis* Reitt. in Rotbuche. Naturw-*Z. f. Land-und Forstw.* Bd V, 1907, S. 170.
25. Id., Die Form der Frassfigur des Xyloterus domesticus im Eichenstammholz. *Ebenda*, S. 173.
26. Id., Uber die Lebensweise und Schädlichkeit des *Hylecoetus dermestoides* L. *Ebenda*, S. 513.

Les fourmis et termites champignonnistes (1).

27. Brandt, Arch. f. Anat. u. Phys. *Phys. Abt.*, 1882.
28. Belt, Naturaliste in Nicaragua, London, 1874.
29. Schimper, Wechselbeziehungen zw. Pflanzen u. Ameisen, 1888.
30. Warburg, Biol. Centralb., 1892.
31. Ludwig, Lehrbuch der niederen Kryptogamen, 1892.
31'. Id., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart, 1895, s. 406-421.
32. Möller (A.), Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Iena, 1893.
33. Fairchild et Cook, Science, 1898.
34. Holtermann, Festschrift für Schwendener, 1899.
35. Costantin, La nature tropicale. *Biblioth. Sc. intern.* Paris, 1899.
36. Raciborski, Flora, 1900, S. 87.
37. Lagerheim (v.), Ueber Lasius fuliginosus Latr. und seine Pilzzucht. *Entomologisktidskrift*, 1900.
38. Warming, Widenssk. Meddel. *Nat. Foren i Kobhva*, 1893.
39. Morteo, Malpighia, vol. XVIII, 1904.
40. Rettig, Beihefte bot. Zentralb. 17, 1904.
41. Ule, Englers Jahrb, 37, 1905 und Flora 94, 1905. Ders (Ameisengärten), in Karsten und Schenck, « Vegetationsbilder », 4, Reihe, Heft 1, 1906 u. *Naturw. Wochenschr. N. F.* 5, 1906.
42. Petch (T.), The Fungi of certain Termite nests. *Annals Royal Bot. Gardens Peradenyia* vol. III, pt. 2, 1906.
43. Jumelle (H.) et Perrier de la Bathie, Termites champignonnistes et Champignons des termitières à Madagascar. *Rev. gén. de Bot.*, t. 22, p. 30-64, 14 janvier 1910.

(1) Nous croyons qu'il peut être intéressant de donner ces quelques notes bibliographiques quoiqu'elles ne se rapportent pas directement au sujet que nous traitons.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Dessin demi-schématique d'une coupe longitudinale tangentielle d'une tige de Pêcher, passant par une galerie de *Tomicus dispar* et montrant le champignon *Ambrosia*. — A, cellules en chapelet de l'*Ambrosia* ; B, stroma jaune brun ; C, conceptacles? entourés d'une zone de stroma plus compact encore et de nuance plus foncée que le précédent ; L, cellules de levures pénétrant parfois dans les éléments du bois. — Le bois comprend des vaisseaux V, des fibres F et des rayons médullaires R.M (ils sont uni- ou bisériés).

Fig. 2. — Portion plus grossie de la coupe représentée dans la figure 1 (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

PLANCHE II

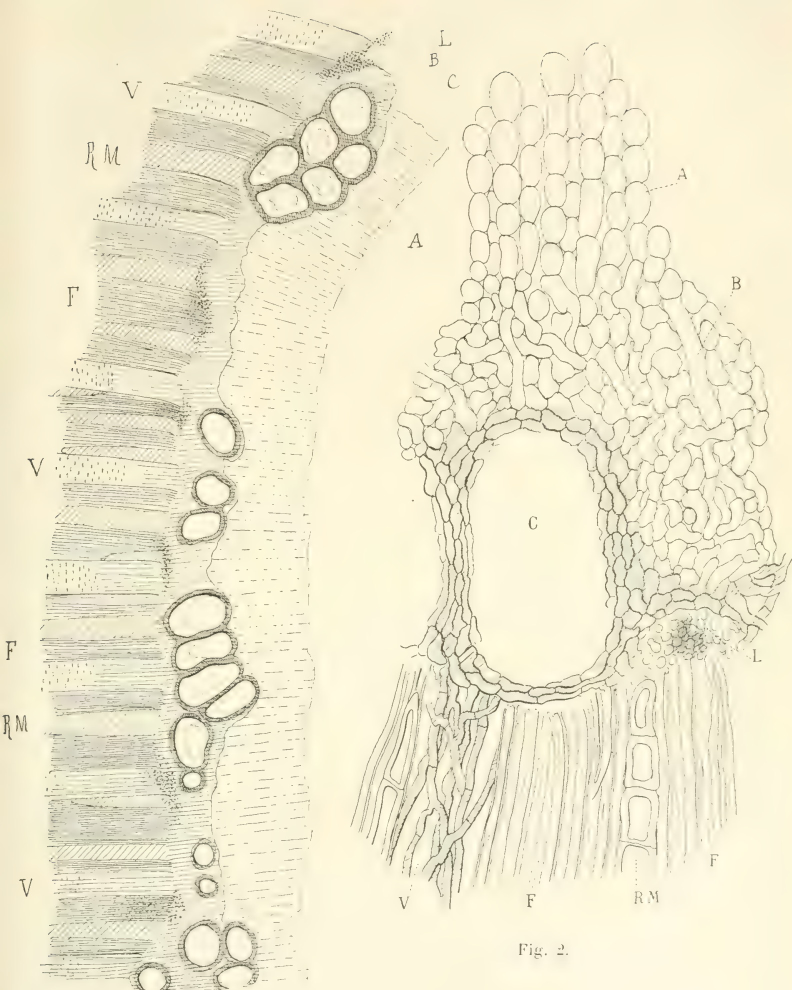
Fig. 1. — Coupe longitudinale tangentielle d'une portion de bois de Pêcher traversée par une galerie de *Tomicus dispar*. — On voit de nombreuses cellules de levures situées au-dessous du stroma dans les cellules des rayons médullaires et même dans la cavité des fibres (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

Fig. 2. — Coupe longitudinale tangentielle de bois de Pêcher passant par une galerie de *Tomicus dispar*. — Les cellules arrondies de l'*Ambrosia* envahissent l'extrémité des vaisseaux. — A et A', cellules arrondies de l'*Ambrosia*, M, mycélium ; S, stroma ; V, vaisseaux ; F, fibres ; R. M, rayons médullaires. — On remarque que, dans les rayons, se trouvent des levures et pas de kystes (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss).

PLANCHE III

Fig. 1. — Coupe longitudinale radiale d'une tige de Pêcher passant par une galerie de *Tomicus dispar*. — A, cellules en chapelet du Champignon *Ambrosia* ; S, stroma ; C, conceptacle ; C', conceptable. La coupe a passé tangentiellement au conceptable sans entamer la cavité. — *Bois* : V, vaisseaux ; F, fibres ; R. M, rayons médullaires. Dans le bois même on trouve : dans les vaisseaux, du mycélium, dans les cellules des rayons du stroma au voisinage du bord de la cavité (S') et des kystes K. Dans le kyste K' la division s'est effectuée à l'intérieur de la cuticule. Il existe des kystes, mais pas de cellules levures (Oc. 6, obj. D, Zeiss).

Fig. 2 et 3. — Cultures anciennes (plus d'un mois et demi), sur carotte en tubes de Roux). — A, mamelons recouverts par la forme dú Champignon *Ambrosia*, que l'on trouve tapissant habituellement l'intérieur des galeries de *Tomicus*. En G et I, ces mamelons vus à la loupe et sectionnés : la zone blanche occupant le pourtour correspond aux cellules arrondies, disposées en files, de l'*Ambrosia* ; D, l'eau qui se trouve au fond du tube a pris une teinte d'un rose brunâtre.



J. Beauverie ad nat. del.

Fig. 1. — Dessin demi-schématique d'une coupe longitudinale tangentielle de tige de Pêcher passant par une galerie de Tomicus dispar occupée par le champignon Ambrosia.

A, cellules en chapelet de l'Ambrosia; B, stroma jaune brunâtre; C, conceptacles? entourés d'une zone de stroma encore plus compact et foncé que le précédent; L, cellules de levures pénétrant parfois dans les éléments du bois. Le bois est constitué par : des vaisseaux, V; des fibres, F; et des rayons médullaires, R M (à un ou deux rangs de cellules).

Fig. 2. — Portion grossie de la coupe représentée dans la figure précédente (Oc. c. 6, obj. im. 12 Zeiss avec réduction de 1/3).

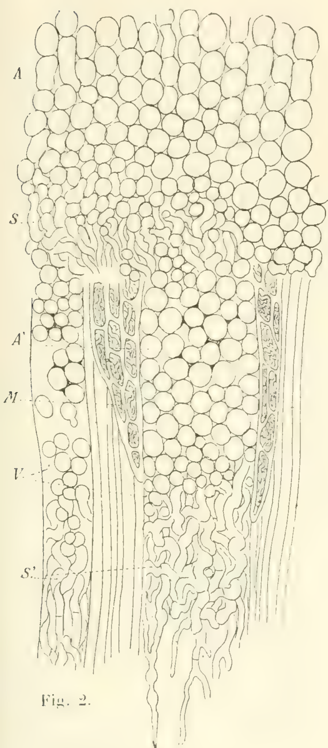


Fig. 2.

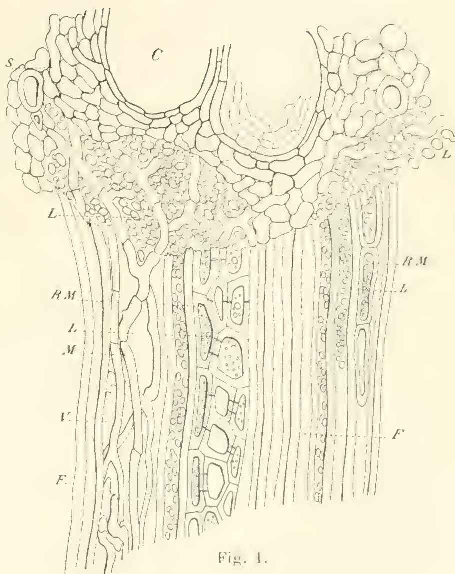


Fig. 1.

J. Beauverie ad nat. del.

Fig. 1. — Coupe longitudinale tangentielle d'une portion de bois de Pècher traversée par une galerie de Tomicus dispar. On voit de nombreuses cellules de levures situées au-dessous du stroma, dans les cellules des rayons médullaires et même dans la cavité des fibres (Oc. c. 6, obj. im. 1/12 Zeiss et réduction de 1/3).

Fig. 2. — Coupe longitudinale tangentielle du bois de Pècher passant par une galerie de Tomicus dispar. Les cellules arrondies de l'Ambrosia envahissent l'extrémité des vaisseaux.

A et A', cellules arrondies de l'Ambrosia; M, mycélium; S, stroma; V, vaisseaux; F, fibres; R. M, rayons médullaires. On remarque que dans les rayons de la figure 1 se trouvent des levures et pas de kystes (Oc. c. 6, obj. im. 12 Zeiss et réduction de 1/3).

Fig. 1.

V

F

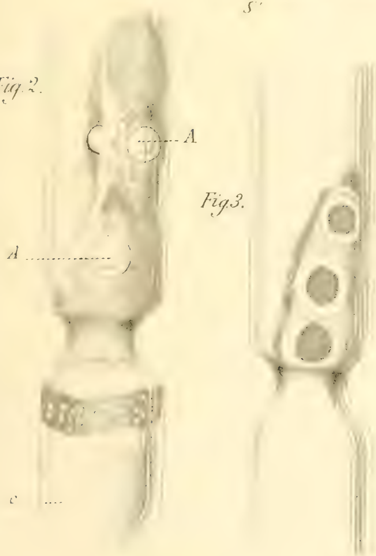
I

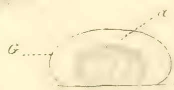
K

K'

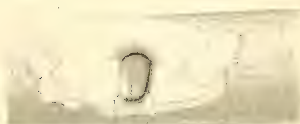
R.M.

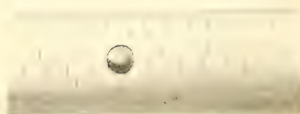
S'











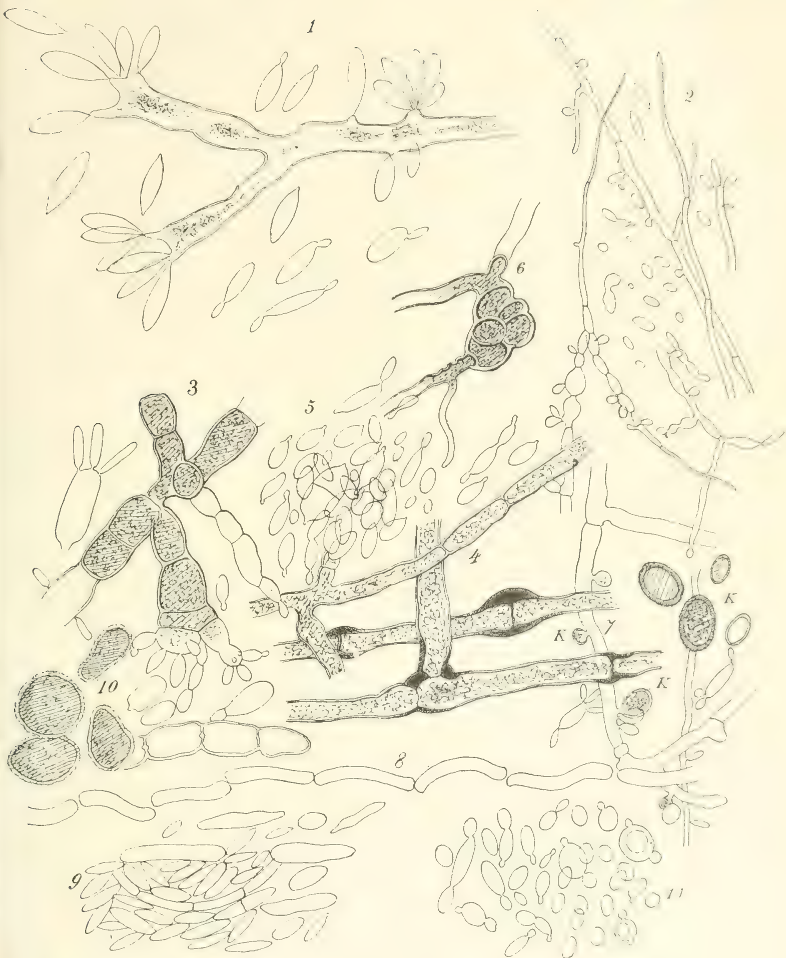
Fig

auverie ad. nat. del.

Imp. L. Lafontaine

d'Apreval lith.

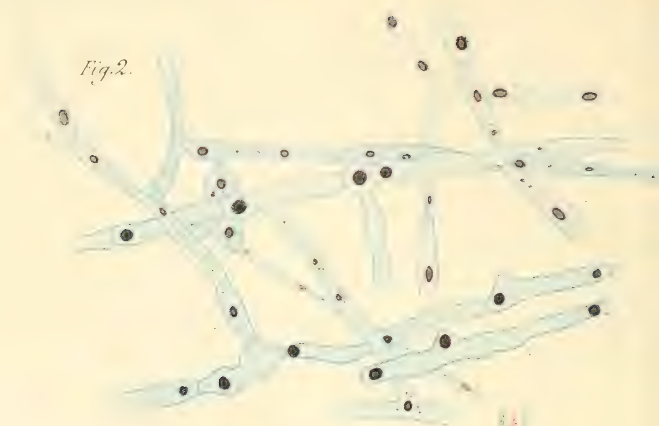
Masson et Cie éditeurs



J. Beauverie ad nat. del.

Formes *Dematium* obtenues dans des cultures sur divers milieux ensemencés avec une parcelle du « gazon » mycotique des galeries :

1, Sur jus de pruneaux : au bout de quelques jours, il apparaît à la surface du liquide des îlots blancs dus à des agglomérations de sporidies-levures ; 2, sur liquide de Raulin ; 3 à 6, sur jus de pruneaux (5, formes levures ; 6, formes fumagoïdes) ; 7, sur jus de pruneaux : formation de nombreux kystes K (Oc. 6, obj. D Zeiss et réduit de 1/3) ; 8 et 9, le champignon qui a donné sur jus de pruneaux les formes figurées en 1 et 3-6, a été ensemencé sur carotte : on obtient des cellules levures et des filaments qui se désarticulent facilement (8) ; 10, sur glucose 1/100, après plusieurs mois. Le champignon forme au fond du flacon d'Erlenmeyer comme une sorte de revêtement brun noirâtre. Il est constitué surtout par de grosses cellules brun foncé avec une sorte de cuticule très finement denticulée ; 11, formes levures obtenues en ensemençant du jus de pruneaux avec un peu de sciure de bois prélevée dans la galerie de l'insecte. Dans des cultures âgées sur carotte se produisent des levures analogues, mais de taille généralement moindre et présentant absolument les caractères de la levure que l'on observe dans le bois, près des galeries.





J. Beauverie ad. nat. del.

Fig. 4.

Fig. 3.

K

Fig. 5.

S

d'Apreval lith.

Imp. L. Lafontaine.

Masson et Cie éditeurs.

PLANCHE IV

Formes *Dematium* obtenues dans les cultures sur divers milieux ensemencés avec une portion du « gazon » mycotique formant revêtement des galeries du *Tomicus dispar*.

1. — Sur jus de pruneaux. Au bout de quelques jours il apparaît à la surface du liquide des îlots blancs dus à des agglomérations de sporidies levures.

2. — Sur liquide de Raulin.

3 à 6. — Sur jus de pruneaux : 5, formes levures; 6, formes fumagoïdes.

7. — Sur jus de pruneaux. Formation de nombreux kystes K, comparables à ceux que l'on trouve dans les rayons médullaires.

8 et 9. — Le Champignon qui a donné sur jus de pruneaux les formes figurées en 1 et 3-6, a été ensemencé sur carotte. On obtient des cellules levures et des filaments qui se désarticulent très facilement (8).

10. — Sur glucose 1/100, après plusieurs mois. Le Champignon forme au fond du flacon d'Erlenmayer, comme une sorte de revêtement brun noirâtre. Il est constitué surtout par de grosses cellules brun foncé avec une sorte de cuticule très finement denticulée. (Oc. c. 6, Obj. im. 1/12, Zeiss.).

PLANCHE V

Fig. 1. — Sur jus de pruneaux. Fixation à l'alcool, coloration au bleu de toluidine. Le protoplasma est coloré en bleu et les corpuscules métachromatiques en rouge. Les caractères morphologiques et les caractères cytologiques sont ceux d'un *Dematium*.

Fig. 2. — Mycélium d'une vieille culture sur carotte. L'ensemencement a été fait par prélèvement dans l'intérieur d'une galerie. Coloration au bleu crésyl. On voit dans l'intérieur des filaments d'énormes corpuscules métachromatiques.

Fig. 3. — Gouttelettes d'huile mises en évidence par la teinture d'orcanette acétique (formule de Guignard) dans les cellules du Champignon *Ambrosia* des galeries.

Fig. 4. — Champignon des galeries de *Tomicus* cultivé sur carotte. Jeune culture.

Fig. 5. — Portion de rayon médullaire au voisinage d'une galerie. — A, files de cellules en chapelet du Champignon *Ambrosia*; S, stroma; K, kystes. Il n'y a pas de cellules de levure. Le Champignon n'a pas été coloré artificiellement et présente ici sa teinte naturelle (Oc. c. 6, obj. im. 1/12, Zeiss).

DÉTERMINATION
DES INTENSITÉS LUMINEUSES OPTIMA
POUR LES VÉGÉTAUX
AUX DIVERS STADES DU DÉVELOPPEMENT

Par Raoul COMBES

INTRODUCTION

La lumière joue un rôle considérable dans le développement des végétaux. Certains organismes inférieurs peuvent se développer à l'obscurité complète, mais tous les végétaux pourvus de chlorophylle et empruntant l'anhydride carbonique de l'air pour élaborer les composés carbonés qui les constituent, exigent une certaine quantité de lumière pour vivre et se développer.

En dehors du rôle qu'elle joue dans le phénomène de synthèse chlorophyllienne, l'énergie lumineuse intervient encore dans le développement des plantes en agissant sur la croissance et sur la forme des différents organes ; cette action ne se fait pas sentir seulement sur les végétaux verts, mais d'une manière générale sur tous les représentants du règne végétal.

Les recherches entreprises sur les plantes pourvues de chlorophylle ont mis en évidence des différences profondes dans la manière dont les diverses espèces se comportent en présence de la lumière.

Depuis John Ray, qui fit les premières observations sur [illegible] modifications apportées par les éclairements faibl[illegible] développement des végétaux, de nombreux auteur[illegible] sèrent à cette question, et montrèrent qu'en prés[illegible] même intensité lumineuse faible, certaines esp[illegible]

tandis que d'autres se développent à peu près normalement.

On sait, d'autre part, que les différentes espèces végétales ne réagissent pas de la même manière en présence des forts éclairements. Chaque plante meurt quand la lumière atteint une certaine intensité maxima qui varie avec les espèces. Tandis que cette intensité ne peut être atteinte dans la nature pour les plantes qui se développent normalement en plein soleil, elle peut l'être au contraire pour certaines plantes d'ombre, qui meurent au bout d'un temps plus ou moins long lorsqu'elles sont soumises à la lumière solaire directe.

Ces faits ont été mis en évidence par les nombreux auteurs qui ont étudié l'action mortelle de la lumière; les recherches entreprises sur le développement des plantes dans des conditions où l'intensité lumineuse atteint ou avoisine l'éclairement qui leur est le plus favorable ont été beaucoup moins nombreuses. L'assimilation chlorophyllienne a été le phénomène le mieux étudié à ce point de vue.

On sait qu'il existe, pour une plante déterminée, un éclairement auquel la décomposition de l'anhydride carbonique de l'air atteint son intensité maxima, l'assimilation devenant plus faible lorsque l'éclairement est augmenté ou diminué. On a ainsi été conduit à admettre l'existence, pour une plante déterminée, d'un *optimum d'éclairement* pour l'assimilation chlorophyllienne.

Mais nous possédons peu de renseignements précis sur les modifications du développement général des plantes, de leur croissance en poids et en volume, de leur morphologie, lorsqu'elles sont soumises à des intensités lumineuses voisines de leur éclairement optimum ou égales à cet éclairement.

C'est dans le but d'étudier cette question du développement des végétaux au voisinage de leur optimum d'éclairement que j'ai entrepris les recherches dont je vais exposer ici les résultats.

Les différents points sur lesquels a porté cette étude sont : la détermination expérimentale de l'optimum lumineux pour la croissance ; pour le développement général; pour la production de substance fraîche ; pour la production de substance sèche. J'ai également étudié l'influence des intensités lumineuses uti-

lisées dans mes expériences, sur la morphologie et sur la teneur en eau des différentes plantes considérées.

Cette étude a porté sur des espèces végétales différentes. Pour chaque espèce la détermination des optima lumineux a été effectuée à divers stades du développement.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne.

Je suis heureux de pouvoir exprimer à M. le professeur Gaston Bonnier, Directeur de ces deux laboratoires, ma bien vive reconnaissance pour les précieux conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer pendant tout le cours de mes recherches.

I. — HISTORIQUE.

Les premières observations qui aient été faites relativement à l'influence de la lumière sur le développement des plantes, remontent à John Ray (1). Cet auteur décrivit les caractères les plus apparents d'étiolement et montra les relations qui existent entre la couleur et l'éclairement.

Les premières recherches expérimentales sur cette question furent entreprises en 1754 par Ch. Bonnet (2).

Depuis cette époque, une quantité considérable de travaux ont été publiés sur l'influence exercée par la lumière sur le développement des plantes.

Le sujet de mes recherches ayant été nettement limité à la détermination des optima lumineux et à l'étude de leurs variations au cours du développement chez différentes espèces végétales, je ne rappellerai donc ici que les travaux principaux qui se rapportent plus ou moins directement à ce sujet.

Formation de la chlorophylle. — De nombreux auteurs se sont occupés de la formation de la chlorophylle à l'obscurité et à des lumières d'intensités différentes, mais les notions les plus précises que nous possédions sur cette question, et plus spécialement sur l'optimum d'éclairement pour la formation du pig-

(1) J. Ray, *Historia Plantarum*, I, 15 ; 1686.
(2) Ch. Bonnet, *Usage des feuilles*, p. 254 ; 1754.

ment vert, résultent des recherches de Lubimenko (1). Cet auteur a mesuré la quantité de chlorophylle formée chez des plantules développées à des éclairements graduellement décroissants à partir de celui de la lumière solaire normale. D'une manière générale, la quantité de chlorophylle est plus grande à une lumière atténuée qu'à la lumière solaire directe. Chez le *Picea excelsa*, cette augmentation va jusqu'à la dernière limite d'affaiblissement de la lumière que l'auteur ait pu réaliser. Dans tous les autres cas, la production du pigment augmente à mesure que la lumière diminue, passe par un maximum, puis s'affaiblit peu à peu pendant que la lumière continue à diminuer.

Lubimenko conclut de ses recherches que pour la formation de la chlorophylle, il existe un éclairement optimum dont l'intensité est inférieure à celle de la lumière solaire directe. Cet optimum lumineux est différent pour les diverses espèces ; pour une même plante, il varie suivant la température.

Assimilation chlorophyllienne. — Garreau (2) a montré que la décomposition de l'anhydride carbonique par les organes verts est possible, non seulement à la lumière solaire directe, mais aussi à une faible lumière diffuse, par un temps pluvieux.

Plus tard, Wolkoff (3) a étudié l'influence de l'intensité lumineuse sur l'assimilation, en opérant sur des plantes aquatiques, par la méthode du calcul des bulles de gaz. Il employait des éclairements de trois intensités différentes, la plus forte étant inférieure à celle de la lumière solaire directe. Wolkoff a conclu de ses recherches qu'il existe une proportionnalité entre les dégagements gazeux et les intensités lumineuses. Il est toutefois nécessaire de faire remarquer que la vitesse de dégagement des bulles de gaz ne rend pas compte exactement de l'énergie assimilatrice.

En opérant sur le *Ceratophyllum demersum* et en utilisant comme source lumineuse, la flamme d'une bougie, Van

(1) W. Lubimenko, Observations sur la production de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*C. R. A. S.* 1907).
(2) Garreau *Ann. des Sc. nat. Botanique*, 3e série, t. XVI, p. 283, 1851.
(3) Wolkoff (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik*, V, p. 1-30, 1866-67).

Tieghem (1) a constaté que la rapidité de dégagement des bulles de gaz croît porportionnellement à l'intensité de l'éclairement. Ces résultats confirmaient donc les conclusions de Wolkoff.

Vers la même époque, Boussingault (2) rechercha quel était le minimum d'éclairement pour l'assimilation. Il conclut de ses expériences que la décomposition du gaz carbonique cesse à la fin du jour, immédiatement après le coucher du soleil. Boussingault n'a pas étudié séparément l'assimilation et la respiration, et ce qu'il considère comme limite de l'assimilation ne correspond pas à la cessation de ce phénomène, mais à une assimilation assez faible pour que la quantité de gaz carbonique absorbée soit égale à celle du même gaz dégagé par la respiration.

Les résultats obtenus par Boussingault présentent toutefois un grand intérêt, et montrent au moins que la prépondérance de la décomposition de l'anhydride carbonique dans l'assimilation sur sa mise en liberté dans le phénomène respiratoire cesse avant que l'obscurité soit complète. C'est ainsi qu'au crépuscule, immédiatement après le coucher du soleil, les feuilles du Laurier-rose n'empruntent plus d'anhydride carbonique à l'atmosphère.

Müller (3) fit intervenir dans l'étude de l'assimilation, l'emploi d'intensités lumineuses plus fortes que celle de la lumière solaire. Il opérait dans une chambre noire où il exposait les éprouvettes contenant des morceaux de feuilles au cône de rayons divergents obtenu à l'aide d'une lentille biconvexe. Il conclut de ses recherches que l'énergie assimilatrice n'augmente pas proportionnellement au carré de l'intensité de la lumière.

Prianischnikoff (4) obtenait des intensités lumineuses différentes en interposant, entre la lumière solaire directe et ses eudiomètres contenant des feuilles, un nombre variable de couches de papier blanc ordinaire ; l'auteur ne mesurait pas la respiration. Par cette méthode, il put également mettre en évidence que la décomposition de l'anhydride carbonique devient plus faible quand l'intensité de la lumière diminue. Les feuilles

(1) Van Tieghem, *C. R. A. S.*, t. 69, pp. 482 et 531, 1869.
(2) Boussingault, *Ann. des Sc. nat. Botanique*, 5e série, t. [illegible]
(3) Müller, *Botanische Untersuchungen*, t. I, pp. 5-7, 1872.
(4) Prianischnikoff, *Trav. Soc. nat. de Saint-Pétersbourg* [illegible]

de *Typha latifolia* assimilaient plus énergiquement sous les rayons directs du soleil qu'à la lumière affaiblie par une couche de papier.

Famintzine (1) utilisa, dans ses recherches, la même technique que Prianischnikoff ; il opérait sur des plantes placées dans un mélange de gaz (*Chamædorea elatior*) et sur des espèces vivant dans l'eau (*Bambusa arundinacea*, *Elodea canadensis*, *Chamædorea graminifolia* et divers *Calamagrostis*).

Les résultats qu'il obtint dans une première série d'expériences ont montré que l'assimilation est plus faible à la lumière solaire directe qu'à la lumière atténuée par une couche de papier fin ; dans les appareils recouverts par deux couches de ce papier, elle était à peu près la même que dans celui qui n'était protégé que par une seule ; enfin, elle était plus faible dans les tubes qui se trouvaient protégés par quatre couches de papier.

Dans une seconde série d'expériences, Famintzine employa, comme source lumineuse, une lampe à gaz produisant une intensité de cinquante bougies. Les tubes contenant les feuilles étaient placés à des distances différentes de la source lumineuse. L'auteur constata que l'énergie de décomposition de l'anhydride carbonique diminuait à mesure que la distance entre la lampe et les feuilles augmentait ; près de la lampe, l'assimilation était trois fois moins forte qu'à la lumière solaire directe.

Famintzine conclut de ses recherches que, pour les plantes sur lesquelles il a opéré, à l'exception du *Calamagrostis*, il existe un optimum lumineux pour la décomposition du gaz carbonique. Pour le *Calamagrostis*, l'énergie assimilatrice croît continuellement avec l'intensité lumineuse, tout au moins pour ce qui concerne les éclairements dont l'intensité ne dépasse pas celle de la radiation solaire directe. L'auteur expliquait l'existence de l'optimum lumineux par la modification de la forme et par le mouvement des chloroplastes sous l'influence des rayons solaires.

C'est donc dans les travaux de Famintzine que nous trouvons, pour la première fois, la preuve de l'existence d'un optimum lumineux pour l'assimilation chlorophyllienne.

(1) Famintzine, *Bull. de l'Acad. sc. de Saint-Pétersbourg*, t. X, pp. 401-426, 1880.

Reinke (1) étudia les échanges gazeux photochlorophylliens en employant la méthode qui consiste à compter les bulles de gaz dégagées pendant un temps déterminé ; il opérait sur l'*Elodea canadensis* et utilisait, comme source lumineuse, la radiation solaire. A l'aide d'un héliostat et d'une lentille biconvexe, il obtenait un faisceau lumineux qu'il recevait dans une chambre noire ; les plantes contenues dans des éprouvettes, étant placées à des distances variables de la lentille, se trouvaient soumises à des éclairements différents. La lumière solaire directe étant prise comme unité, les intensités lumineuses employées par Reinke étaient égales à 1/16, 1/8, 1/4, 1/2, 1, 2/1, 4/1, 8/1, 16/1 ; une grande lentille lui permit même de réaliser des éclairements correspondant à 36, 64, 100, et 1000 fois celui de la lumière solaire directe. Reinke a trouvé que pour l'*Elodea* le dégagement des bulles de gaz commençait à l'intensité 1/16, augmentait avec l'éclairement, atteignait son maximum quand cet éclairement était voisin de celui de la lumière solaire directe (optimum), restait ensuite constant pendant que l'accroissement de l'intensité lumineuse continuait, et diminuait enfin lorsque l'éclairement dépassait une certaine valeur (maxima). Ces résultats confirmaient complètement les conclusions de Famintzine.

Kreusler (2), en étudiant l'influence de l'humidité et de la concentration du gaz carbonique dans l'atmosphère, sur l'énergie assimilatrice, fit quelques observations sur le rôle joué dans ce phénomène par l'intensité de l'éclairement. Il opérait le plus souvent avec la lumière de l'arc voltaïque et pouvait ainsi obtenir un éclairement maximum de 1000 bougies. Les plantes étaient placées dans des vases traversés par un courant d'air chargé d'une quantité connue de gaz carbonique ; la diminution ou l'augmentation de ce gaz était évaluée par pesée après l'expé-

(1) J. Reinke, *Bot. Ztg*, t. XLI, pp. 697, 713, 732, 1883.

(2) Kreusler, Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilatio[illegible] Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beinflussende Mome[illegible] (*Landwirthschaftliche Jahrbücher*, t. XIV, 1885, pp. 913-965).

Id., Beobachtungen über die Kohlensaüre-Aufnahme und Aus[illegible] lation und Atmung) der Pflanzen (*Ibid.*, t. XVI, 1887, pp. 711-[illegible] 1888, pp. 161-175).

Id., Beobachtungen über Assimilation und Atmung der P[illegible] t. XIX, 1890, pp. 649-668).

rience. Kreusler conclut de ses recherches que l'énergie de décomposition du gaz carbonique croît à peu près proportionnellement à l'augmentation de l'intensité lumineuse, entre de certaines limites d'éclairement. Il obtint des résultats différents suivant les plantes sur lesquelles il opérait ; il constata par exemple que, pour le *Prunus Chamæcerasus*, l'énergie assimilatrice est deux fois et demie plus forte que l'énergie de la respiration lorsque la plante est à $0^m,50$ de la source lumineuse ; tandis que pour l'*Urtica dioica* placé à la même distance de cette source, le gaz carbonique dégagé dans la respiration n'est pas complètement absorbé dans l'assimilation. L'auteur pensait que les différentes espèces de plantes commencent à assimiler à la même intensité lumineuse, et expliquait le phénomène observé par lui, en faisant intervenir l'action nuisible des rayons thermiques exercée avec des intensités différentes sur les deux plantes qu'il utilisait dans ses expériences. Aussi Kreusler s'est-il attaché, dans la suite de ses recherches, à préserver ses plantes de l'excès de chaleur provenant de la lampe électrique.

Timiriazeff (1) obtenait des intensités lumineuses différentes au moyen d'un héliostat et d'une lentille, employant, comme Reinke, la lumière solaire reçue dans une chambre obscure. L'éclairement solaire direct étant pris comme unité, les intensités lumineuses avec lesquelles l'auteur opérait étaient égales à 1, 1/2, 1/4, 1/9, 1/16, 1/25 et 1/36. L'énergie assimilatrice était évaluée par l'analyse des gaz. Les conclusions auxquelles Timiriazeff fut amené à la suite de ses recherches furent les suivantes : l'assimilation commence aux éclairements les plus faibles, augmente à mesure que l'intensité lumineuse s'accroît, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, atteint son maximum pour un éclairement représenté par une intensité lumineuse égale à la moitié de celle de la lumière solaire directe, et reste ensuite stationnaire pendant que l'intensité de l'éclairement continue à augmenter. Parmi les plantes sur lesquelles il a opéré, Timiriazeff cite seulement le *Potamogeton lucens*.

Géneau de Lamarlière (2) a étudié l'assimilation chloro-

(1) Timiriazeff, *C. R. A. S.*, CIX, p. 381, 1889.

(2) L. Géneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue gén. de Bot.*, 1892).

phyllienne chez des feuilles développées, soit à l'ombre, soit au soleil, en les plaçant dans les mêmes conditions d'éclairement et de température. Il a constaté que l'énergie assimilatrice des feuilles développées à la lumière directe était toujours plus grande que celle des organes ayant évolué à l'ombre, quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle l'expérience était faite. A la différence de structure anatomique qu'on observe entre les feuilles développées au soleil et celles qui poussent à l'ombre, correspond donc une différence d'adaptation physiologique.

Weis (1) a entrepris une série d'expériences en vue de trouver une expression numérique de l'énergie assimilatrice spécifique pour un certain nombre de plantes appartenant à des types biologiques divers, et de déterminer l'énergie assimilatrice chez des individus de la même espèce exposés à des intensités lumineuses différentes.

L'auteur conclut de ses recherches que l'*Œnothera biennis*, par exemple, est une plante de soleil bien caractérisée qui, à la lumière solaire directe et à une température favorable à l'assimilation, décompose environ trois fois autant de gaz carbonique qu'à la lumière diffuse. A ce dernier éclairement, le *Polypodium vulgare* assimile au contraire un peu plus énergiquement qu'à la lumière directe et notablement plus que l'*Œnothera*. Le *Marchantia polymorpha* tient une place intermédiaire entre les plantes précédentes.

Une notion nouvelle se dégage donc des travaux de Weis, c'est que les conditions optima d'éclairement pour l'assimilation chlorophyllienne sont différentes suivant les espèces végétales.

Griffon (2) a recherché à quelles causes il fallait attribuer les différences d'énergie assimilatrice constatées, à un même éclairement, chez des plantes appartenant à des variétés ou à des espèces différentes ; il s'est surtout occupé de déterminer quelles influences les variations de la structure anatomique et de la coloration pouvaient avoir sur l'assimilation. Les résultats qu'il obtint montrent que l'examen de la coloration des feuilles [illegible]

(1) Weis, Sur le rapport entre l'intensité lumineuse et [illegible] latrice chez des plantes appartenant à des types biol[illegible] (*C. R. A. S.*, t. CXXXVII, p. 801, 1903).

(2) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et [illegible] (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, pp. 1-123, 1899).

que de leur structure ne permet pas toujours de prévoir et même d'expliquer l'intensité de la fonction chlorophyllienne.

L'auteur fait remarquer qu'en dehors de la constitution anatomique des feuilles et de leur richesse en chlorophylle, il doit exister d'autres facteurs qui influent sur la décomposition du gaz carbonique. Peut-être la spécificité des chlorophylles joue-t-elle un rôle important dans ce phénomène : on peut aussi penser à l'intervention d'une diastase, dont le travail synthétique serait rendu possible grâce à une énergie étrangère, telle que la radiation solaire, par exemple, absorbée et utilisée par l'intermédiaire de la chlorophylle (1).

Pantanelli (2) a étudié l'influence, sur l'assimilation, d'intensités lumineuses plus fortes que celle de l'éclairement solaire direct : il employa la méthode déjà utilisée par Reinke. Les plantes sur lesquelles ont été faites les expériences appartenaient à des espèces aquatiques. Pantanelli conclut de ses recherches que le chloroplaste peut se fatiguer comme le fait un muscle, et que, d'après l'état du stroma protoplasmique, il faut différencier l'optimum et le maximum du travail photochimique du chloroplaste. La position de l'optimum varie sous l'influence des conditions extérieures. Cet optimum est compris entre les intensités lumineuses 1/4 et 4/1 pour l'*Elodea canadensis*, entre 1/4 et 1 pour le *Zanichellia* et pour le *Ceratophyllum* ; il est représenté par 1 pour le *Potamogeton crispus*.

Les travaux effectués jusqu'alors ne donnaient que peu de renseignements sur les différences existant entre les courbes d'assimilation aux diverses intensités lumineuses pour des plantes appartenant à des espèces différentes.

Lubimenko (3) a déterminé le minimum d'intensité lumineuse pour la décomposition du gaz carbonique, et a recherché si ce minimum était le même pour différentes espèces végétales.

Les expériences ont été faites sur le *Pinus silvestris*, l'*Abies nobilis*, considérés comme plantes sciaphobes, le *Betula alba* et le *Tilia parvifolia*, considérés comme plantes sciaphiles. L'auteur

(1) Duclaux, *Traité de Microbiologie*, t. II, Paris, 1899.

(2) Pantanelli (*Jahrb. f. wiss. Botanik.*, t. XXXIX, p. 167, 1903).

(3) W. Lubimenko, Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes (*Revue gén. de Bot.*, t. XVII, p. 381, 1905).

obtenait des intensités lumineuses différentes en utilisant, d'une part, la lumière d'un bec Auer ayant traversé une lentille et dont l'intensité était réglée par un diaphragme gradué, d'autre part la lumière solaire directe, ou plus ou moins atténuée. Lubimenko conclut de ses recherches que la courbe du travail photochimique est déterminée à la fois par la structure anatomique des feuilles, par la qualité spécifique des chloroplastes et par la concentration de la chlorophylle. L'influence de la structure anatomique se manifeste surtout chez les plantes qui sont cultivées à des éclairements moyens. L'influence des qualités spécifiques des chloroplastes prédomine, au contraire, à un éclairement ou très faible ou très intense. Les espèces sciaphiles commencent à assimiler à des lumières d'intensité plus faible que les espèces sciaphobes ; aux intensités lumineuses fortes, l'assimilation diminue chez les plantes sciaphiles, tandis qu'elle continue à augmenter chez les plantes sciaphobes. L'auteur a constaté une concordance entre la concentration du pigment vert dans les feuilles et l'énergie de décomposition de l'anhydride carbonique chez les différentes espèces, pour les éclairements moyens. Jönsson (1) avait déjà émis l'idée d'une proportionnalité entre l'énergie assimilatrice et la concentration du pigment vert dans les grains de chlorophylle. Il avait constaté que les feuilles développées à l'ombre contenaient plus de chlorophylle que celles qui avaient grandi à un vif éclairement.

Lubimenko (2) a également étudié comparativement l'influence de la lumière et de la température sur l'assimilation chlorophyllienne. Les plantes sur lesquelles ont été faites les expériences étaient : *Abies nobilis*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Taxus baccata*, *Larix europæa*, *Tilia parvifolia*, *Betula alba*, et *Robinia pseudacacia*. Dans toutes ses expériences, les feuilles étaient exposées aux rayons du soleil. Pour une série d'expériences, les rayons étaient parallèles à la surface des feuilles ; dans une autre, ils étaient inclinés à 45° ; dans une troisième, à 90°. Pour chacune de ces trois intensités lumineuses, l'énergie

(1) Jönsson, Färgbestämmingar för klorofyllet hos shilda växtformer (Öfv. *k. So. Vet-Akad Kandl.*, XXVIII, Alf. III, n° 8, p. 30, *Résumé dans Just's Bot. Jahresber.*, t. XXX, par. II, 1902, 694).
(2) W. Lubimenko, Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec la lumière et la température (*C. R. A. S.*, 22 octobre 1906).

assimilatrice a été déterminée à 20°, à 25°, à 30°, à 35° et à 38°. La durée de chaque expérience était de 15 minutes. En laissant de côté les particularités de telle ou telle espèce, l'auteur arrive aux conclusions suivantes : 1° Dans les conditions où se passent les réactions chimiques à l'intérieur d'une plante vivante, la lumière et la chaleur agissent en général dans le même sens sur l'énergie de décomposition du gaz carbonique.

2° Il y a pour la chaleur, comme pour la lumière, une intensité optima au-dessus de laquelle l'énergie assimilatrice s'affaiblit.

3° La diminution de l'assimilation au delà de cette intensité optima est beaucoup plus fortement prononcée chez les plantes sciaphiles que chez les plantes sciaphobes.

Dans un Mémoire publié en 1908, Lubimenko (1) expose les résultats de nouvelles recherches sur les relations existant entre la concentration du pigment vert dans les feuilles et l'intensité de l'assimilation. Il conclut de ses expériences que la concentration du pigment vert dans les grains de chlorophylle joue un rôle très important dans l'assimilation chlorophyllienne; l'appareil chlorophyllien est d'autant plus sensible que la concentration du pigment est plus forte.

Les diverses plantes commencent à manifester le travail synthétique à des intensités lumineuses différentes et d'autant plus faibles que la quantité de chlorophylle dans les feuilles anatomiquement comparables est plus grande; les espèces sciaphiles se distinguent des espèces sciaphobes parce que les premières ont un appareil chlorophyllien plus sensible. Cette sensibilité varie avec l'espèce, mais également suivant l'âge de la feuille. Des expériences faites sur des feuilles de *Taxus* ont montré que la sensibilité de l'appareil chlorophyllien diminue chez une même plante aussitôt que la quantité de chlorophylle diminue dans les feuilles.

Production de la substance sèche, de la substance fraîche et teneur en eau. — Boussingault (2) est le premier physiologiste

(1) Lubimenko, La concentration de la chlorophylle et l'énergie assimilatrice (*C. R. A. S.*, 26 novembre 1906).

Id., La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne (*Revue gén. de Bot.*, pp. 162-177, 1908).

(2) Boussingault, De la végétation dans l'obscurité (*Ann. des Sc. nat.*, 1874).

qui rechercha comment variait le poids sec des plantes suivant qu'on les cultivait à la lumière ou à l'obscurité. Il montra qu'à la lumière comme à l'obscurité, les plantules éprouvent une perte de poids au début de leur développement, mais tandis qu'à l'obscurité la perte de poids est continuelle, à la lumière elle est bientôt compensée par l'assimilation, laquelle finit ensuite par déterminer une augmentation de poids.

Sachs avait déjà observé que les jeunes plantules croissent à l'obscurité jusqu'à ce que les réserves de la graine soient épuisées et qu'elles meurent si on ne les soumet pas à une lumière d'intensité suffisante pour déterminer la formation de composés hydrocarbonés.

Jumelle (1) a étudié la variation du poids sec, du poids frais, et de la teneur en eau, au cours du développement, chez différentes espèces végétales cultivées d'une part, à l'obscurité et d'autre part, à la lumière. Il a constaté qu'au moment de la germination, la plante éprouve une diminution continuelle de poids sec, due à la respiration et aux différentes transformations chimiques qui se produisent dans les cotylédons. Quand les plantules croissant à la lumière commencent à assimiler, ces pertes sont compensées, et bientôt même le poids sec des plantes augmente.

Au début de la germination, la racine se comporte de la même manière à l'obscurité et à la lumière ; un peu plus tard, la racine gagne bien plus rapidement en substance sèche à la lumière qu'à l'obscurité.

Pendant le début du développement, la proportion d'eau dans les plantules augmente peu à peu à la lumière et à l'obscurité, mais elle est toujours plus forte à l'obscurité.

Jumelle a encore constaté que, pendant les premières phases du développement, l'axe hypocotylé a un poids plus grand à l'obscurité qu'à la lumière, tandis que le contraire a lieu pour les cotylédons, ce qui montre que les migrations sont plus actives à l'obscurité.

Quand la plantule a épuisé les réserves de la graine, le développement cesse, et tous les organes de la plante éprouvent

(1) H. Jumelle, Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles (*Revue gén. de Bot.*, t. I, 1889).

une perte de poids. L'auteur attribue la forte proportion d'eau dans les plantules développées à l'obscurité, à un ralentissement de la transpiration et surtout à une augmentation de l'absorption.

Dans ses recherches sur les échanges gazeux chez les feuilles développées à l'ombre, et chez les feuilles développées au soleil, Géneau de Lamarlière (1) a constaté que les tissus correspondant, d'une part à une surface donnée de feuille développée à l'ombre et, d'autre part, à la même surface d'une autre feuille développée au soleil, n'ont pas le même poids sec. Les premiers contiennent beaucoup moins de matière sèche que les seconds.

Berthelot (2) s'est occupé de la production de la substance sèche à la lumière directe et à la lumière atténuée, en étudiant la marche générale de la végétation dans une Graminée, le *Cynosurus cristatus*. Ses recherches ont porté : 1° sur la plante développée dans une prairie naturelle, exposée au soleil ; 2° sur la plante développée dans le même sol, à l'ombre d'une charmille qui la protégeait en tout temps contre l'action directe des rayons solaires. Les deux plantes ont été récoltées à la même date, le 28 mai 1898. Les conclusions auxquelles ont abouti ces recherches sont les suivantes :

La plante développée à l'ombre contient plus d'eau, comme on devait s'y attendre.

Le poids sec des racines est diminué de moitié dans la plante développée à l'ombre (Soleil : 29,7. Ombre : 14,4).

Le poids sec des tiges est augmenté de moitié à l'ombre (Soleil : 19,9. Ombre : 37,7).

Le poids sec des feuilles est aussi plus élevé à l'ombre (Soleil : 35,6. Ombre : 47,9).

Mais la plante d'ombre n'a pas d'épis, tandis que celle du soleil en possède (poids sec des épis ; Soleil : 14,7. Ombre : 0). Ainsi l'évolution de la plante était plus lente à l'ombre qu'au soleil.

Cependant, le poids des parties aériennes des plantes d'ombre était supérieur au poids des mêmes organes chez les plantes de soleil. En somme, pour Berthelot, le *Cynosurus cristatus* semble

(1) Géneau de Lamarlière, *loc. cit.*
(2) Berthelot (*Chimie végétale et agricole*, t. II, 1899).

mieux nourri à l'ombre; mais cette vigueur apparente tient à un retard dans l'exercice des fonctions de reproduction.

L'étude de la teneur en eau montre que la plante développée à l'ombre est plus hydratée dans chacune de ses parties, sans exception, et par conséquent dans sa totalité, comme il a été dit plus haut.

La quantité d'eau renfermée dans 100 grammes de chaque organe était, d'après Berthelot :

	grammes		grammes
Racines des plantes de soleil :	76,4	Racines des plantes d'ombre :	80,4
Tiges — — :	78,9	Tiges — — :	88,5
Feuilles fraîches — :	70	Feuilles fraîches — :	81,6
— sèches — :	52,5	— sèches — :	60

Lubimenko (1) a étudié quelle était l'influence de l'éclairement sur la production de la substance sèche ; il a recherché si l'intensité lumineuse la plus favorable au phénomène chlorophyllien est en même temps la meilleure pour l'augmentation du poids sec.

Cet auteur s'est aussi demandé quel était l'éclairement optimum pour la production de la substance sèche chez les différentes plantes vertes, et comment cet optimum se modifiait, suivant les variations quantitatives de la chlorophylle renfermée dans les feuilles. La méthode employée dans ses recherches a été la mesure de l'augmentation du poids sec chez les plantules, après la germination, sous des intensités lumineuses différentes, obtenues en interposant entre les plantes et les rayons solaires des feuilles de papier blanc en nombres différents.

L'auteur conclut de ses recherches que la production de substance sèche, chez les plantes vertes, est déterminée par la quantité de lumière absorbée, variable avec l'intensité de l'éclairement et la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles.

L'action retardatrice de la lumière pour l'énergie assimilatrice commence à se manifester plus tard, c'est-à-dire à un éclai-

(1) W. Lubimenko, Sur les variations du poids sec ch[illegible] rieurs aux différentes intensités lumineuses (*C. R. A. S.*, Par[illegible]

Id., Production de la substance sèche et de la chlorophy[illegible] taux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses (*Ann.* [illegible] 1909).

rement beaucoup plus fort que pour la production de substance sèche. Ce fait est dû, d'après l'auteur, à ce qu'à côté de l'assimilation, intervient la manière dont s'effectuent l'incorporation des substances élaborées et leur transport hors du tissu assimilateur.

La production de substance sèche augmente avec la lumière absorbée par la feuille, jusqu'à un certain maximum, et diminue ensuite quand la quantité de lumière absorbée continue à augmenter. L'intensité optima d'éclairement pour la production de la substance sèche varie suivant la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles. Cette intensité optima augmente quand la chlorophylle diminue et *vice versa.*

Dans les conditions naturelles d'éclairement, la production maxima de substance sèche chez les plantes pauvres en chlorophylle correspond à la lumière du jour un peu atténuée ou non atténuée; au contraire, chez les espèces riches en pigment vert, cette production maxima correspond à une forte atténuation de la lumière du jour.

Lubimenko considère que le fait le plus important qui se dégage de ses recherches expérimentales est l'action retardatrice d'un excès de la lumière absorbée par la feuille sur la production de substance sèche; cette action retardatrice se manifestant, chez la plupart des plantes étudiées, de la manière la plus nette, dans les conditions naturelles d'éclairement, même quand le nombre des journées ensoleillées n'atteint pas la moitié du nombre total de jours pendant lesquels dure l'expérience.

D'une façon générale, Lubimenko admet qu'au point de vue de l'assimilation du carbone atmosphérique, il y a un excès de lumière dans la nature pour beaucoup de plantes de notre climat.

Burgerstein (1), en étudiant le développement des plantes à la lumière solaire directe et à la lumière atténuée a fait des déterminations de poids sec sur plusieurs espèces; il coupait les plantes au ras du sol, et déterminait le poids de la substance sèche constituant la partie aérienne. Il constata que le poids

(1) A. Burgerstein, Pflanzenkulturen im diffusen Tageslichte (*Verh. K. K. bot. Gesellsch. in Wien.*, 1908 et 1909).

sec des plantes est toujours plus élevé à la lumière directe qu'à l'ombre. Les rapports des poids secs des différents organes des plantes de soleil à celui des poids secs des mêmes organes des plantes d'ombre étaient représentés par 3,96 pour les tiges, 4,5 pour les feuilles, et 10,98 pour les fleurs.

Germination. — Les résultats obtenus par les anciens auteurs dans l'étude de l'influence de la lumière sur la germination sont contradictoires.

Humboldt (1), Sénebier (2), Ingenhouz (3), Hunt (4) soutenaient que, d'une manière générale, la lumière retarde la germination des graines.

De Saussure (5) conclut au contraire de ses expériences que la lumière ne semble pas avoir d'influence nuisible sur la germination. Depuis cette époque, de nombreux physiologistes se sont occupés de cette question ; les uns ont soutenu la première de ces deux opinions, les autres l'ont au contraire combattue en se ralliant aux idées de de Saussure.

Stebler (6), par exemple, prétendit que l'obscurité retarde considérablement la germination des graines de différentes Graminées ; pour le *Poa nemoralis*, la proportion des graines ayant germé à l'obscurité a été de 3 p. 100, tandis qu'à la lumière ce nombre s'élevait à 62 p. 100.

Nobbe (7), ayant repris les expériences de Stebler, trouva au contraire que les graines de Graminées germent plus vite et plus uniformément à l'obscurité qu'à la lumière.

Adrianowsky (8) obtint des résultats analogues à ceux de Nobbe en opérant sur d'autres plantes. Pour Adrianowsky, certaines graines qui germent très vite, comme celles du *Spergula arvensis*, développent leur radicule en même temps à la lumière

(1) A. von Humboldt, Aphorismen (*Deutsch von Fischer*, 1794).

(2) Sénebier, *Physiologie végétale*, t. III, p. 396.

(3) Ingenhouz, *Versuche mit Pflanzen*, Bd II, p. 25, 1788.

(4) Hunt, Untersuch. über d. Einfluss d. Sonnenstrahlen auf d. Wachsthum d. Pflanzen (*Botanische Zeitung*, p. 304, 1851).

(5) Th. de Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 24, [illegible]

(6) Stebler, *Botan. Centralblatt*, Bd VI, p. 157, 1881.

(7) Nobbe, Uebt das Licht einen vortheilhaften Einfluss auf die Keimung der Grassamen? (*Landw. Versuchsstationen*, Bd XXVII, p. 347, [illegible]

(8) Adrianowsky, Wirkung des Lichtes auf die Keimung [illegible] *Bot. Centralblatt*, n° 29, p. 73, 1884.

et à l'obscurité ; cependant, si la germination a lieu à une basse température, elle se produit un peu plus rapidement à l'obscurité qu'à la lumière. Les graines qui germent en un jour présentent une différence souvent très grande en faveur de l'obscurité ; c'est ainsi que le rapport des graines germées à la lumière et à l'obscurité a été pour le *Cannabis sativa* $\frac{9}{12}$, pour le *Brassica Napus* $\frac{17}{62}$, pour l'*Holcus lanatus*, $\frac{24}{53}$. Quand la germination dure plusieurs jours, le même fait est observé pendant toute la durée de cette germination. Il y a cependant des graines qui germent plus facilement à la lumière qu'à l'obscurité, et Adrianowsky pense qu'une partie des contradictions qui existent entre les résultats obtenus par les divers auteurs dans l'étude de l'influence générale de la lumière sur la germination est due à ce que les expériences ont été faites sur des graines de plantes appartenant à des espèces différentes.

Peyritch et Wiesner (1) ont constaté que les graines de *Viscum album* ne germent pas à l'obscurité.

Heinricher (2) a étudié l'action de l'éclairement sur la germination de différentes semences et a montré que la lumière paraît favoriser la germination des plantes qui, dans la nature, vivent à un éclairement intense. Cependant, parmi les graines de ces végétaux sciaphobes, beaucoup germent tout aussi vite à l'obscurité qu'à la lumière ; pour certaines même, l'obscurité est plus favorable. Cet auteur a montré que pour les graines de *Drosera capensis*, d'*Echinocactus Echinopsis*, et d'autres plantes qui aiment les éclairements forts, la germination est accélérée par la lumière.

Kinzel (3) fit plus récemment des constatations à peu près semblables. Il résulte des expériences qu'il entreprit avec des graines de plantes appartenant à des espèces différentes, que la lumière est nécessaire à la germination de certaines d'entre

(1) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, I Theil*, p. 42, 1878).

(2) E. Heinricher, Nothwendigkeit des Lichtes und befördernde Wirkung desselben bei der Samenkeimung (*Beihefte zum Botan. Centralblatt*, Bd XIII, 1902).

(3) W. Kinzel, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung, Lichtharte Samen (*Ber. deutsch. Bot. Ges.* XXV, p. 269, 1907.

elles ; pour d'autres, l'éclairement a une action retardatrice ou même empêche complètement la germination.

Laschke (1) a observé que les graines de *Poa pratensis* germent dans la proportion de 4 à 6 p. 100 à l'obscurité, de 67 à 70 p. 100 à la lumière diurne faible, et de 85 à 88 p. 100 à la lumière solaire directe. Des résultats analogues ont été obtenus avec les semences de *Cynosurus cristatus*.

Heinricher (2) a montré récemment que la lumière a une action accélératrice sur les semences de *Saracenia flava* et sur celles de différents *Rhododendron*, tandis que les graines de *Myrmecodia echinata* germent aussi facilement à l'obscurité qu'à la lumière. La lumière a encore une action accélératrice sur la germination des semences de toutes les espèces de *Veronica* ; l'auteur en conclut qu'au point de vue de la manière dont se comportent les graines des diverses espèces vis-à-vis de l'obscurité et de la lumière, l'affinité entre ces espèces joue un plus grand rôle, dans la plupart des cas, que leurs caractères œcologiques.

Croissance, développement général et morphologie. — De nombreux travaux ont été publiés sur le rôle que joue la lumière dans la croissance, le développement général et la morphologie des végétaux. Les uns ont eu pour but d'étudier comparativement l'influence exercée par la lumière et l'obscurité, les autres la comparaison du développement à la lumière solaire directe et à une lumière plus ou moins atténuée. Les recherches faites sur la croissance des plantes à des intensités lumineuses différentes ont été relativement peu nombreuses. Je ne rappellerai ici que les travaux qui renferment des indications sur la question de l'optimum lumineux.

L. Dufour (3) a étudié comparativement la morphologie et l'anatomie des plantes développées d'une part à la lumière directe, d'autre part à une lumière diffuse.

(1) W. Laschke, Einige vergleichende Untersuchungen über den En[illegible] Keimbettes sowie des Lichtes auf die Keimung verschieden[illegible] (*Landw. Versuchs.* LXV, p. 295, 1907.

(2) E. Heinricher, Beinflussung der Samenkeimung d[illegible] *Festchr. Wien.*, pp. 263-279, 1908.)

(3) L. Dufour, Influence de la lumière su[illegible] feuilles (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 7e série, t. V, p. 311

L'auteur a observé qu'à un éclairement intense, les plantes prennent un développement bien plus considérable qu'à une lumière faible; leur taille est plus grande, leur tige principale plus épaisse et plus ramifiée, leurs feuilles atteignent de plus grandes dimensions, aussi bien en surface qu'en épaisseur; leur floraison est plus hâtive et plus abondante, les parties souterraines, racines ou rhizomes, sont plus développées.

Il tire de ses recherches la conclusion générale suivante : « Toutes choses égales d'ailleurs, la plante acquiert un dévelop- » pement d'autant plus grand qu'elle est soumise à un éclai- » rement plus intense. »

Lubimenko (1) a fait connaître plusieurs faits relatifs au développement des plantes à des éclairements différents. Il pense qu'il existe un certain antagonisme dans la croissance de la tige et celle de la racine aux différentes intensités lumineuses; le développement de la racine augmente et celui de la tige diminue avec l'intensité de l'éclairement. Cet antagonisme apparent serait dû, d'après l'auteur, à une action retardatrice de la lumière sur la croissance de la tige, ce qui augmenterait le transport, dans la racine, des substances organiques élaborées par les feuilles quand la lumière est très vive. Aux éclairements très intenses, le développement de la racine diminue en même temps que celui de la tige, à cause de la moindre production de la substance sèche sous cet éclairement. L'intensité de la lumière influe profondément sur le développement du limbe des feuilles. D'une façon générale la surface du limbe augmente jusqu'à un maximum quand la lumière diminue, et décroît ensuite lorsque la lumière continue à s'affaiblir.

Lubimenko admet que le développement extérieur de la plante suivant l'éclairement est en rapport avec la quantité de substance sèche produite. Mais la croissance n'est pas exactement proportionnelle à la production de cette substance, car cette croissance est plus faible (à une lumière vive) et elle est plus forte (à une lumière faible) qu'elle ne le serait si l'on prenait pour mesure l'augmentation du poids sec.

(1) W. Lubimenko, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 9ᵉ série, 1907).

Wiesner et ses élèves ont étudié de nombreuses questions relatives à l'influence de l'éclairement sur les végétaux. Wiesner (1) s'est surtout occupé du rapport qui existe entre l'intensité lumineuse à laquelle se trouvent exposés les différents organes de la plante lorsqu'elle vit dans sa station habituelle, et l'intensité de la lumière solaire totale. Ce rapport, qu'il désigne sous le nom de « Lichtgenuss », est égal à 1 pour les plantes dont toutes les parties aériennes sont exposées à la lumière solaire directe, c'est là sa valeur maxima. Wiesner a fait de nombreuses déterminations pour montrer comment varie ce rapport suivant les espèces végétales; il a mis en évidence, pour un grand nombre d'entre elles, les valeurs entre lesquelles ce rapport peut varier dans la nature, déterminant ainsi, pour ces plantes, quels étaient les éclairements les plus faibles (minima) et les éclairements les plus intenses (maxima) auxquels il leur était possible de se développer. Les éclairements minima et maxima entre lesquels le développement des plantes se produit restent constants pendant toute la durée de la végétation pour la plupart des plantes annuelles et bisannuelles; ces éclairements varient, au contraire, au cours du développement, pour les arbres, par exemple, chez lesquels la présence des feuilles pendant une partie de l'année modifie la quantité de lumière se trouvant à la disposition des différents organes.

Wiesner s'est principalement occupé de l'étude des minima et des maxima lumineux pour le développement d'un grand nombre de plantes appartenant à des types biologiques différents. Il fait remarquer qu'une autre partie de la question reste à traiter, c'est celle qui est relative à l'optimum d'éclairement.

« On comprend, dit-il, qu'il est plus facile de déterminer les » minima et les maxima que les optima. C'est surtout pour cela » que, dans mes recherches, la détermination des minima et » des maxima est au premier plan. Une détermination plus pré- » cise des optima d'éclairement sera l'objet de travaux ulté- » rieurs dans lesquels on cherchera dans quelle mesure l'inten- » sité lumineuse moyenne et la lumière totale [illegible]

(1) J. Wiesner, Der Lichtgenuss der Pflanzen. Photon[illegible] logische Untersuchungen mit besonderer Rücksi[illegible] geographische Verbreitung und Kultur der Pf[illegible] Leipzig, 1907).

» prospérité de la plante. D'ordinaire on ne pourra pas s'en » rendre compte par une simple observation : des déterminations » quantitatives seront nécessaires » (1).

Toutefois, plusieurs observations faites par Wiesner et ses élèves au cours de leurs recherches font connaître un certain nombre de faits relatifs à cet optimum. L'étude du port des plantes développées à des intensités lumineuses différentes montre que, d'une manière générale, la valeur de l'optimum lumineux pour les végétaux n'est pas la moyenne arithmétique entre la valeur de l'éclairement minimum et celle de l'éclairement maximum ; parfois, l'optimum coïncide avec le maximum. D'après Wiesner il semble bien que dans la plupart des cas les plantes atteignent leur poids maximum à un éclairement inférieur à celui de la lumière solaire directe.

Burgerstein (2) a étudié le développement de différentes espèces végétales, comparativement à la lumière solaire directe et à la lumière diffuse. Il a constaté que la plupart des plantes deviennent plus hautes à l'ombre qu'à la lumière directe, tandis que d'autres, au contraire, s'allongent beaucoup plus sous ce dernier éclairement que sous le premier.

Les individus cultivés au soleil produisent généralement plus de rameaux et de feuilles. A une lumière d'intensité égale à $\frac{1}{6}$ de celle de la lumière diurne totale, le développement des Graminées est beaucoup moins rapide qu'à la lumière directe, les plantes végètent misérablement. Parmi les espèces sur lesquelles ont porté les expériences, les tomates seules ont présenté un plus grand développement des organes végétatifs à la lumière atténuée, mais la production des fruits a été beaucoup plus faible à cet éclairement qu'à la lumière solaire directe.

(1) « Begreiflicherweise ist es leichter, Minima und Maxima als Optima « festzustellen, und das ist ja auch der Hauptgrund, weshalb in meinen Untersuchungen die beiden ersten Kardinalpunkte in den Vordergrund treten. « Genauere Bestimmungen der Optima des Lichtgenusses bleiben späteren « Untersuchungen vorbehalten, bei welchen zu ermitteln sein wird, welche (mittlere) Intensität beziehungsweise welcher Anteil des Gesamtlichtes einer « Pflanze das üppigste Gedeihen sichert. Es wird sich dies gewöhnlich nicht durch den blossen Augenschein ermitteln lassen, sondern es werden hierzu quantitative Bestimmungen erforderlich sein. »

(2) *Loc. cit.*

Formation des fleurs, des fruits et des graines. — Sachs (1) a montré depuis longtemps que les fleurs peuvent se former [illegible] l'obscurité, pourvu que les plantes sur lesquelles elles se développent renferment une quantité suffisante de matières de réserve. C'est ainsi qu'une Tulipe, une Jacinthe, fleurissent dans l'obscurité grâce aux substances accumulées dans leurs bulbes; de même certaines plantes telles que le *Tropæolum majus*, le *Cucurbita Pepo*, fleurissent à l'obscurité, à condition qu'une partie suffisante de l'appareil végétatif reste exposée à la lumière.

Vöchting (2) a étudié l'action de la lumière atténuée sur le développement des fleurs. En opérant sur le *Mimulus Tilingi*, il a montré que l'appareil floral se réduit à mesure que l'éclairement diminue, et qu'au-dessous d'un certain minimum, la plante reste stérile. L'auteur a constaté que ce minimum d'éclairement est variable suivant que les espèces sont sciaphiles ou sciaphobes. Lorsque l'éclairement est assez faible pour que l'appareil floral soit très réduit, toute l'activité de la plante est employée à la production d'un feuillage surabondant; les organes végétatifs prennent alors un développement considérable.

Landel (3) a étudié l'influence d'intensité lumineuses différentes sur la forme des plantes et surtout sur l'appareil floral. Il a constaté que les fleurs sont formées en moindre quantité chez les plantes cultivées à la lumière atténuée que chez celles qui croissent à la lumière directe, l'importance de ces variations étant très inégale suivant les espèces. Landel a constaté que le nombre des fruits est moindre chez les plantes développées à un faible éclairement, et cette infériorité est souvent accompagnée de la diminution du nombre des graines qui sont contenues dans chaque fruit.

Curtel (4) a également étudié la formation des fleurs chez

(1) Sachs (*Bot. Zeitung.*, 1863 et 1865).

(2) Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung [illegible] der Blüten (*Pringsheim's Jahrb.*, vol. XXV, 1893).

(3) Landel, Influence des radiations solaires sur les [illegible] t. II, p. 314, 1893).

(4) G. Curtel, Recherches physiologiques sur [illegible] *sciences*, Paris, 1898).

différentes espèces végétales cultivées, d'une part à la lumière solaire directe, d'autre part à une lumière atténuée d'une intensité environ égale à $\frac{1}{6}$ de celle de la lumière directe. Il a constaté que, tant que l'éclairement n'est pas inférieur à un certain minimum qu'il appelle *minimum d'influence*, les différences avec les plantes développées à la lumière solaire directe sont à peu près nulles, ce qui semblerait prouver que ce dernier éclairement n'est pas absolument nécessaire aux plantes. L'auteur pense même que la lumière solaire directe et continue est plutôt défavorable à la floraison. Au-dessous de ce premier minimum, en existe un second que Curtel nomme *minimum de floraison*; à un éclairement plus faible encore, la plante ne fleurit plus. Ces deux minima ne sont pas les mêmes pour toutes les plantes; ils varient suivant les espèces végétales.

D'une manière générale, d'après Curtel, quand l'intensité lumineuse est fortement atténuée, la floraison est retardée, le nombre, le volume et le poids des fleurs sont diminués et leurs couleurs sont modifiées. On constate également aux éclairements faibles un allongement des pédoncules floraux, une diminution du nombre des fruits, de leur grosseur, et du nombre des graines qu'ils renferment. L'influence de la lumière se fait surtout sentir sur le développement des pièces du périanthe : l'androcée et la gynécée sont beaucoup plus stables vis-à-vis de l'éclairement.

Dans ses cultures à l'ombre et à la lumière solaire directe, Burgerstein (1) a constaté que sous ce dernier éclairement les plantes fleurissent plus tôt, les fleurs sont plus abondantes et plus grandes ; seules parmi les espèces étudiées, le *Cheiranthus*, l'*Ipomea*, et le *Tropæolum*, ont fleuri de la même manière sous les deux éclairements. L'auteur a également constaté qu'à la lumière atténuée les plantes forment moins de fruits, et les fruits renferment moins de graines qu'à la lumière solaire directe.

H. Fischer (2) pense que l'assimilation abondante du carbone est la cause qui favorise en premier lieu la formation des fleurs.

(1) Burgerstein, *loc. cit.*
(2) H. Fischer, Ueber die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen (*Flora* XCIX, pp. 478-490, 1905).

D'après cet auteur, la plante commence à former son appareil floral quand elle possède en surabondance les matières constitutives nécessaires; ces substances sont les hydrates de carbone et les matières azotées. Cependant l'auteur croit qu'il faut attribuer le rôle prépondérant, dans la formation des fleurs, aux hydrates de carbone; la floraison serait donc influencée par les agents qui jouent un rôle quelconque dans la formation de ces composés. Fischer explique ainsi que les éclairements intenses, la sécheresse, la formation défectueuse des racines, la difficulté pour la plante de puiser sa nourriture dans le sol, sont autant de facteurs qui activent la floraison, tandis que l'ombrage, l'humidité, la facilité pour les racines de se développer, la richesse du sol en substances nutritives, retardent la floraison.

Lubimenko (1) a montré récemment que la lumière est absolument nécessaire au début de la formation du fruit : l'auteur explique ce fait de la manière suivante. La formation de certaines diastases nécessite l'intervention de la lumière; l'embryon accumulant, au début de son développement, c'est-à-dire au moment de la multiplication la plus active de ses cellules, la quantité nécessaire de diastases dans ses tissus, il s'ensuit que la lumière est absolument nécessaire à l'embryon dans cette période de sa formation. Après avoir passé à la lumière le début de son développement, l'embryon peut continuer à se développer à un éclairement très faible et même à l'obscurité. Cependant, lorsque la suite du développement a lieu à l'obscurité, le fruit a un poids sec bien inférieur à celui qu'il acquiert à la lumière du jour, et le nombre des graines qu'il renferme est moindre. Mais si les fruits mûrissent à un éclairement trop intense, leur développement se ralentit comme à l'obscurité. Lubimenko conclut de ses recherches que c'est à la lumière du jour plus ou moins atténuée suivant la plante, que le fruit atteint le maximum de sa croissance; il existe donc un optimum pour le développement des fruits.

L'éclairement sous lequel le fruit se développe, produit [illegible] les graines qu'il renferme une sorte d'adaptation [illegible]

(1) W. Lubimenko, Influence de la lumière sur le d[illegible] et des graines chez les végétaux supérieurs [illegible] p. 145, 1910).

qui se manifeste au cours de la germination. C'est à l'obscurité, ou à la lumière d'intensité égale à celle sous laquelle les graines se forment, que leur germination atteint le maximum de rapidité.

Les conclusions qui se dégagent de cet exposé sont les suivantes :

Si l'on fait développer des végétaux à des intensités lumineuses différentes, et si l'on étudie chez ces végétaux un phénomène physiologique en particulier, on observe que le phénomène considéré commence à se produire à un certain éclairement (minimum); son activité augmente d'abord progressivement en même temps que l'intensité lumineuse, atteint son maximum pour un certain éclairement (optimum), puis diminue lorsque la lumière devient trop intense.

L'optimum d'éclairement n'est pas le même pour tous les phénomènes physiologiques : chacun d'eux a un optimum particulier. C'est ainsi que l'optimum d'éclairement pour la formation de la chlorophylle correspond à une intensité lumineuse faible ; pour la production de la substance sèche, il a une valeur plus élevée ; l'énergie assimilatrice atteint son maximum à une lumière plus forte encore.

Enfin, l'optimum lumineux pour un phénomène physiologique déterminé n'est pas le même chez toutes les espèces végétales ; la production de la chlorophylle, la production de la substance sèche, l'assimilation, la germination des graines, l'allongement des plantes, leur floraison, etc., ne se produisent pas avec leur maximum d'intensité au même éclairement pour toutes les espèces végétales.

Les nombreux travaux relatifs à l'influence de la lumière sur les végétaux ne renferment, à ma connaissance, aucune indication précise sur la variation des optima lumineux pendant le développement de la plante.

C'est en vue d'étudier cette question que j'ai entrepris les expériences dont je vais exposer ici les résultats. Mes observations ont porté sur différents phénomènes physiologiques, chez des espèces d'allures biologiques très diverses.

II. — TECHNIQUE.

La technique employée dans mes recherches est basée sur l'emploi de la lumière solaire plus ou moins atténuée ; les plantes sur lesquelles portent mes expériences vivent donc à une lumière plus ou moins intense pendant le jour, et à l'obscurité pendant la nuit. L'atténuation de la lumière du jour est obtenue à l'aide de toiles faites de tissus à fils épais et à mailles plus ou moins larges. Avec ce dispositif, les fils arrêtant complètement la lumière, et les mailles la laissant passer complètement, l'intensité lumineuse est atténuée sans que la lumière soit modifiée qualitativement. Cette technique m'a paru préférable à celles qui sont utilisées le plus souvent dans les recherches de ce genre et qui sont basées sur l'emploi d'écrans homogènes, dans lesquels une substance quelconque : verre, papier, etc., absorbe partiellement la lumière. Dans ces dernières conditions, en effet, on ne sait pas très exactement quels sont les rayons qui traversent l'écran, et la lumière atténuée avec laquelle on opère peut être modifiée non seulement quantitativement, mais aussi qualitativement.

Les variétés de toiles employées dans mes expériences sont au nombre de quatre. Les tissus diffèrent les uns des autres par l'épaisseur de leurs fils et la largeur de leurs mailles ; ils atténuent diversement la lumière selon la grosseur des fils et la grandeur des mailles.

L'intensité de la lumière qui parvient derrière chacune de ces toiles a été mesurée à l'aide d'un photomètre de Vidal et comparée à celle de la lumière qui traverse une lame de verre de 5 millimètres d'épaisseur. Si l'on représente par β la lumière éclairant une région absolument découverte et exposée aux rayons solaires directs, et par α la lumière absorbée par cette lame de verre, les valeurs des éclairements employés dans mes expériences devront être représentées par :

β-56 α pour les plantes cultivées derrière la toile la plus [illegible]
β-22 α — — — la deuxième to[illegible]
β-16 α — — — la trei[illegible]
β-2 α — — — la qua[illegible]
β pour les plantes cultivées à la lumière sola[illegible]

Enfin un lot de plantes est cultivé à l'obscurité complète.

Les dispositifs employés sont au nombre de trois; deux me servent à étudier les premiers stades du développement, le troisième me permet de cultiver les plantes sur lesquelles j'expérimente, jusqu'à la fin de la végétation.

Premier dispositif. — Une charpente en bois, formée par des barres disposées comme les arêtes d'un cube d'un mètre de côté, est recouverte de toile sur cinq de ses faces; la sixième face repose sur la terre, et sur l'une des cinq faces recouvertes, la toile n'est fixée qu'au moyen d'anneaux arrêtés par des clous, de manière que l'on puisse facilement pénétrer à l'intérieur du cube. Quatre appareils ont été fabriqués d'après ce modèle, chacun étant recouvert par l'une des quatre sortes de toiles mentionnées plus haut. Les quatre châssis ainsi formés sont placés les uns à côté des autres et de manière qu'un espace d'un mètre au moins existe entre chacun d'eux; de cette façon, l'ombre de chaque châssis n'atteint pas les châssis voisins, au moins pendant la plus grande partie de la journée. Un tube métallique percé de trous nombreux est maintenu à 50 centimètres du sol, et traverse horizontalement toute la ligne de châssis; l'une des extrémités du tube est fermée tandis que l'autre est en relation avec une prise d'eau. Sous chacun des châssis, est disposée une série de trois cristallisoirs placés sur une planche inclinée; chacun d'eux est recouvert d'un cristallisoir plus grand, renversé.

Une série de cristallisoirs est également placée à la lumière directe et peut être arrosée, en même temps que les autres, par le tube métallique percé de trous. Une autre enfin est disposée sous un courant d'eau continu, dans une chambre noire hermétiquement close. Les graines sont alors semées sur du coton humide placé au fond des petits cristallisoirs; ceux-ci sont recouverts des cristallisoirs plus grands renversés; puis on fait circuler un courant d'eau dans le tube métallique. De cette façon, chacun des grands cristallisoirs est arrosé d'une manière continue par l'eau s'écoulant régulièrement par les trous du tube métallique, et la température reste à peu près la même pour les cinq lots de plantes. L'état hygrométrique est également

constant grâce à la présence de coton mouillé dans les cristallisoirs ; les graines germent et les plantules se développent dans une atmosphère saturée d'eau.

Les graines, semées sous les cinq éclairements différents, sont donc placées dans des conditions identiques au point de vue de la température, de l'humidité du sol, et de l'humidité de l'air : seule la lumière est différente pour chacun des lots.



Fig. 1. — Dispositif employé pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur les premiers stades du développement des plantes. — Les numéros indiqués sur chaque appareil correspondent aux éclairements auxquels se développent les plantes cultivées dans ces appareils ; le n° 1, correspondant à l'éclairement 1 (β-57 α), le n° 2, à l'éclairement 2 (β-23 α), etc.

La photographie reproduite figure 1 montre ce dispositif.
La température a été prise trois fois par jour sous chaque

châssis, à l'aide d'un thermomètre placé à côté des graines, dans l'un des trois cristallisoirs. Le tableau ci-dessous indique quelles ont été ces températures pendant une semaine du mois de juillet; les thermomètres étaient observés le matin à huit heures, à midi, et le soir à sept heures. Nous désignerons, dans la suite de ce Mémoire, les différents éclairements de la manière suivante :

Éclairement 0, correspondant à l'obscurité.
— 1, — l'intensité lumineuse β-57 α (1)
— 2, — — — β-23 α
— 3, — — — β-17 α
— 4, — — — β-3 α
— 5, — — — β-1 α

JOURS ET HEURES	Obscurité	Eclairement 1	Eclairement 2	Eclairement 3	Eclairement 4	Eclairement 5
12 juillet à 8 heures......	19°	17°	17°	17°,5	18°,5	19°,5
— — 12 —	19°,5	17°,5	17°,5	18°	19°	20°
— — 7 —	14°,6	14°,1	14°,1	14°,5	14°,8	14°,9
13 — 8 —	18°,5	18°	18°	18°,5	18°,5	19°
— — 12 —	21°,5	22°	22°,5	22°,5	22°,5	23°
— — 7 —	15°	15°	15°	15°	15°	15°,5
14 — 8 —	16°	16°	16°	16°	16°,5	17°
— — 12 —	24°,5	25°	25°	25°	25°,5	26°
— — 7 —	14°	14°	14°	14°	14°,5	14°,5
15 — 8 —	17°	17°	17°	17°	17°,5	18°
— — 12 —	18°,5	18°,5	18°,5	18°,5	19°	20°
— — 7 —	14°,5	14°,5	14°,5	14°,5	14°,5	15°
16 — 8 —	17°,5	17°	17°	17°	17°,5	18°
— — 12 —	25°	26°	26°	26°	27°	30°
— — 7 —	20°	23°	23°	22°	23°	23°
17 — 8 —	18°	18°,5	18°,5	18°,5	19°	20°
— — 12 —	21°,5	22°	22°	22°	22°	23°
— 7 —	16°	15°	15°	15°	15°,5	16°
18 — 8 —	16°,5	17°	17°	17°	17°	18°
— — 12 —	19°,5	20°	20°	20°	20°,5	21°
— — 7 —	15°	14°	14°	14°,5	15°	15°

Comme on le voit, la température des cristallisoirs est à peu près la même sous tous les châssis lorsque la température extérieure est assez basse, mais pendant les heures les plus chaudes de la journée, il y a fréquemment des différences de 2° à 4° entre le premier et le dernier éclairement. Cependant la température moyenne de la journée dans les différents cristal-

(1) La lumière qui parvient sur les graines est atténuée par la toile et aussi par le cristallisoir renversé dont les parois ont une épaisseur de 5 millimètres.

lisoirs se rapproche beaucoup de celle de l'air libre, car, dans les cristallisoirs les moins éclairés, si l'échauffement s'effectue plus lentement au début de la journée, le refroidissement s'effectue aussi plus lentement à la fin de la journée.

Toutefois, il m'a semblé nécessaire de contrôler les résultats obtenus dans les recherches entreprises avec cette technique, et, dans ce but, les expériences sur la germination ont été faites parallèlement avec le dispositif qui vient d'être décrit et avec celui dont je vais parler ci-dessous et qui a déjà été utilisé par Lubimenko dans ses recherches relatives à l'influence de la lumière sur la production de la chlorophylle et de la substance sèche chez les végétaux.

Second dispositif. — Les graines sont semées sur du coton humide placé au fond de larges tubes de verre. Les parois de ces tubes sont protégées contre la lumière par un nombre variable de feuilles de papier parchemin, de papier blanc, ou de papier noir. Six tubes sont préparés de cette manière ; le premier est protégé par une feuille de papier noir, le second par 2 feuilles de papier blanc ordinaire, le troisième par 11 feuilles de papier parchemin, le quatrième par 8 feuilles semblables, le cinquième par une feuille, enfin le sixième n'est pas enveloppé, et les graines qu'il contient reçoivent une lumière atténuée seulement par la paroi de verre.

Ainsi que l'a indiqué Lubimenko (1), l'éclairement dans les différents tubes peut être représenté de la manière suivante :

1er tube. — Obscurité
2e tube. — β-53 α (2)
3e tube. — β-28 α
4e tube. — β-17 α
5e tube. — β-3 α
6e tube. — β-α

Les tubes sont fermés en haut, par une lame de verre pour le tube n° 6, et, pour les autres, par une lame semblable mais

(1) Lubimenko, Production de la substance sèche et de la c[illegible] les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuse[illegible] 1908, p. 321-415).

(2) Les parois de chaque tube avaient 5 millimètres d[illegible]
Pour ce dispositif, β représente, non pas la lumière [illegible] lumière qui atteint les parois extérieures des tubes

recouverte d'un nombre de feuilles de papier égal au nombre de feuilles protégeant leurs parois.

Les six tubes sont disposés dans une salle, devant une fenêtre qui n'est jamais frappée directement par les rayons solaires. De cette manière, la température reste absolument la même dans tous les tubes (1) ; l'état hygrométrique est identique puisque l'atmosphère est constamment saturée d'eau ; l'éclairement seul est donc différent dans chacun des appareils.

Ce dispositif m'a permis de contrôler les indications recueillies au cours des expériences faites sous les châssis. Il est toutefois nécessaire de remarquer que si les différences entre les diverses intensités lumineuses dans les tubes sont à peu près les mêmes que celles qui existent entre les éclairements sous les châssis, la lumière qui pénètre dans chacun des tubes est toujours inférieure à celle qui pénètre dans chacun des châssis correspondants, car l'ensemble des tubes se trouve protégé contre la lumière directe et ne reçoit jamais l'éclairement total du soleil. Il est également nécessaire de rappeler que le papier modifie la lumière non seulement quantitativement mais très probablement aussi, qualitativement.

Cette première partie de mes recherches ne porte que sur le début du développement des plantes ; les espèces étudiées sont suivies dans ces conditions jusqu'au développement complet des cotylédons ; les observations cessent dès que la gemmule commence à se développer. Pour les espèces à cotylédons hypogés, le développement est suivi jusqu'à l'épanouissement des deux premières feuilles.

Troisième dispositif. — Une technique différente est nécessaire pour étudier l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement des plantes depuis le stade de l'épanouissement des cotylédons jusqu'à celui de la maturation des fruits. Cett partie de mes recherches est d'ailleurs de beaucoup la plus importante. Le dispositif employé est le suivant.

La lumière est atténuée par des toiles identiques à celles qui

(1) Les différences les plus grandes qui existaient entre les températures dans tous les tubes n'ont jamais été supérieures à 3 dixièmes de degré.

ont servi à établir les châssis décrits plus haut. Le nombre des éclairements est de cinq.

Éclairement	1	correspondant	à l'intensité	lumineuse	β-56 γ
—	2	—	—	—	β-22 γ
—	3	—	—	—	β-16 γ
—	4	—	—	—	β-2 γ
—	5	—	—	—	β

Le développement des plantes à l'obscurité ne dépassant pas les stades étudiés avec les dispositifs précédents, il était inutile de continuer les cultures à l'obscurité dans la suite de cette étude.

Pour établir le troisième dispositif, nécessaire à l'étude du développement complet des plantes en dehors des phases de la germination, il est nécessaire de réunir des conditions identiques à celles qui ont pu être réalisées dans la première partie des expériences ; c'est-à-dire que seule l'intensité lumineuse à laquelle les plantes sont exposées doit être différente pour les divers lots ; la température et l'état hygrométrique doivent rester semblables sous les cinq éclairements.

Pour parvenir à ce résultat, j'ai fait construire une série de tentes identiques à celle qui est représentée par la figure 2.

Chaque tente a une hauteur de 2m,20. Elle est constituée par une charpente en bois, cubique, formée par des barres disposées comme les arêtes d'un cube A. B. C. D. E. F. G. H.

Sur cette charpente de bois est disposée la toile d'épaisseur convenable et de manière que, vers le sommet, les faces latérales du cube restent à découvert sur une hauteur de 40 centimètres ; vers le bas, ces mêmes faces restent également à découvert sur une hauteur de 40 centimètres ; la partie protégée est donc limitée à la région I. J. K. L. M. N. O. P. Vers le bas, la partie des faces latérales du cube qui n'est pas recouverte de toile, est protégée par un entourage, s'élevant obliquement, ainsi que l'indique la figure, à une hauteur de 55 centimètres.

Il existe entre le cube et cet entourage un espace d'une largeur de 20 centimètres à la base et de 10 centimètres au sommet ; cet entourage est complètement recouvert de toile. De cette manière, la partie inférieure des faces latérales du

cube, restée à découvert, est protégée contre les rayons solaires, et la partie supérieure de la toile de l'entourage recouvre même la partie inférieure de la toile du cube sur une longueur de 10 centimètres environ.

Le sommet du cube est surmonté d'une sorte de couvercle

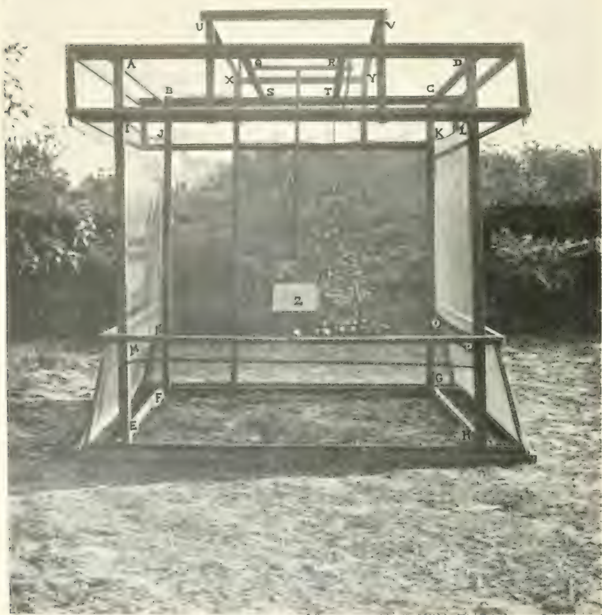


Fig. 2. — Type des appareils employés pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur le développement complet des végétaux.

de 55 centimètres de hauteur, constitué par une charpente de bois recouverte de toile sur ses faces latérales ainsi que sur sa face supérieure, à l'exception d'une bande médiane Q. R. S. T. de 1 mètre de largeur.

Enfin, un dernier abri U. V. X. Y. de 1^m,30 de largeur, placé à 20 centimètres au-dessus de la face supérieure du couvercle, protège la bande restée à découvert.

Ce dispositif a été adopté pour permettre à l'air de circuler dans tous les sens et avec la plus grande facilité possible. Dans ces conditions en effet, l'air circule tout d'abord à travers la toile, et aussi par toutes les ouvertures ménagées autour du cube : à sa base, à son sommet, et enfin au-dessus de son couvercle.

La libre circulation de l'air m'a permis d'obtenir pendant toute la durée des expériences, sous les différentes tentes, un état hygrométrique et une température semblables à ceux de l'atmosphère extérieure.

Au centre de chaque tente, sous un petit abri Z, se trouvent un hygromètre et un thermomètre dont les indications furent relevées trois fois par jour : le matin à huit heures, à midi, et le soir à sept heures. Une porte ménagée sur l'une des faces de chaque tente en permet l'accès facile.

On peut voir que, malgré ces nombreuses ouvertures, en aucun point la lumière ne peut pénétrer directement dans les tentes, les faces tendues de toiles se recouvrant toujours vers leurs extrémités sur une longueur de 15 centimètres environ.

Le champ d'expériences dans lequel sont faites les cultures comprend une bande de terrain (5, Planche VI), exposée à la lumière directe du soleil, et pour laquelle l'intensité lumineuse correspond à l'éclairement n° 5. Une tente (4), ayant la forme décrite plus haut, donne l'éclairement n° 4, la tente 3 correspond à l'éclairement n° 3, la tente 2 à l'éclairement n° 2, et la tente 1 à l'éclairement n° 1.

D'autres tentes beaucoup plus grandes, et bâties sur le même principe, sont placées entre les précédentes et fournissent des éclairements respectivement semblables à ceux des petites tentes voisines.

Ces grandes tentes ont été ajoutées pour permettre d'opérer sur un grand nombre d'individus ; leur hauteur est semblable à celle des petites tentes, mais, tandis que la longueur et la largeur de ces dernières sont toutes deux de 3 mètres, les premières mesurent 8 mètres de longueur sur 3 mètres de largeur.

Les huit tentes sont disposées sur deux lignes, ainsi que l'indique la planche VI ; une distance de 5 mètres sépare les deux lignes, et, dans chaque ligne, un espace de 2 mètres sépare chaque appareil de l'appareil voisin, de manière à éviter que

chacun d'eux porte de l'ombre sur ceux qui l'environnent.

Ainsi que je l'ai dit précédemment, la température et l'état hygrométrique de l'air ont été notés trois fois par jour pendant toute la durée des recherches.

Le tableau suivant indique les différentes températures relevées à la lumière directe et sous les quatre sortes de tentes, pendant une semaine du mois de juin. Cette période a été choisie parce que les variations de température y ont été relativement importantes.

JOURS ET HEURES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
21 juin à 8 heures....	12°,6	12°,8	12°,8	13°	13°,2
— 12 — ...	19°,6	19°,4	18°,5	18°,8	19°,8
— 7 —	22°,4	22°	21°,3	21°,6	22°,6
22 — 8 — . ..	17°,6	17°,8	17°,8	18°	18°,2
12 —	16°,7	16°,5	16°,2	16°,6	16°,7
— 7 —	17°,2	16°,8	16°,7	17°,1	16°,8
23 — 8 —	13°,5	13°	12°,6	12°,8	12°,8
— 12 —	20°,4	20°,4	20°,5	20°,8	20°,6
7 —	13°,7	13°,9	13°,6	13°,9	13°,8
24 — 8 —	14°,7	14°,7	14°,8	14°,8	14°,4
— 12 —	14°,6	14°,2	13°,5	13°,4	13°,8
— 7 —	12°,7	12°,3	12°,5	12°,8	12°,6
25 — 8 —	15°,5	16°	16°	16°,2	16°,4
— 12 —	18°,1	18°,2	18°,4	18°,7	19°,2
— 7 —	13°	12°,4	12°,3	12°,3	12°,3
26 — 8 —	13°,4	13°	13°	13°,5	14°
— 12 —	15°,2	15°	15°	15°,3	15°,6
— 7 —	12°,9	12°,3	12°,1	12°	11°,8
27 — 8 —	17°,4	17°,5	17°	17°,5	17°,5
— 12 —	22°,4	21°,5	20°,6	20°	21°
— 7 —	15°,6	15°,5	15°,3	15°,3	15°,3
28 — 8 —	14°,2	14°	13°,7	13°,8	14°
— 12 —	15°,5	15°,1	15°,2	15°,6	16°,2
— 7 —	11°,6	11°,4	11°,2	11°,4	10°,8

Du 21 au 29 juin, la différence la plus grande qui ait été constatée entre les températures sous les divers éclairements fut de 1°,5. Jamais cette différence n'a atteint 2°, pendant toute la durée des cultures ; on voit donc que les températures prises aux mêmes heures de la journée sous les divers éclairements

sont très voisines les unes des autres. Mais si l'on considère la température moyenne de la journée, on peut voir que les différences sont beaucoup plus faibles encore ; le tableau suivant indique les moyennes des températures prises au cours de chaque semaine pendant les mois de mai et juin.

MOIS	SEMAINES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Mai.......	du 1er au 7.	16°,8	16°,6	16°,7	16°,9	17°
—.......	— 8 — 14.	15°,1	14°,9	14°,9	14°,7	15°,2
—	— 15 — 21.	16°,5	16°,4	16°,3	16°,6	16°,9
—.......	— 22 — 31.	15°,1	15°	14°,7	15°	14°,4
Juin	du 1er au 7.	22°,8	23°	22°,7	23°,1	23°,2
—	— 8 — 14	13°,5	13°,1	13°	13°,1	13°,1
—	— 15 — 21.	17°,4	17°,4	17°,1	17°,2	17°,5
—	— 22 — 30.	15°	14°,9	14°,9	15°,1	15°,2

Les plus grandes variations constatées dans la température moyenne, en passant d'un éclairement à un autre, n'ont pas dépassé 0°,7 pendant toute cette période. Nous venons de voir que les différences peuvent aller jusqu'à 1°,5 si l'on considère la température sous les diverses tentes aux mêmes moments de la journée ; mais l'échauffement au début de la journée et le refroidissement à la fin, s'effectuant, sous les tentes, un peu plus lentement qu'à l'air libre, la moyenne des températures, pour une journée, devient presque identique à l'air libre et sous les quatre sortes de tentes. D'ailleurs on peut voir, dans le tableau ci-dessous, comment s'établit l'équilibre de température au cours d'une journée, sous les cinq éclairements.

La température a été prise toutes les heures sous chaque tente et à l'air libre.

Nous venons de voir que le dispositif employé dans mes recherches m'a permis de réaliser des températures égales dans l'atmosphère des différentes tentes utilisées, ainsi qu'à l'air libre ; mais, outre la température de l'air, il faut aussi considérer celle du sol. Or, suivant que la radiation qui vient frapper la terre est plus ou moins atténuée, la surface du sol s'échauffe plus ou moins.

En prenant la température du sol à plusieurs reprises, au cours de la journée, sous les cinq éclairements, j'ai constaté

HEURES DE LA JOURNÉE	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
6 heures (matin)......	8°,6	8°	8°,2	8°,6	8°,6
7 — —	9°,4	9°,4	9°,3	9°,4	9°,2
8 — —	11°,7	11°,6	10°,7	12°,3	11°,4
9 — —	13°,4	13°,1	13°	13°,1	14°
10 — —	14°,7	14°,1	14°,7	15°,1	15°,8
11 — —	13°,5	13°,2	13°,5	13°,7	13°,8
12 — —	12°,6	12°	12°,5	12°,6	12°,7
1 — (soir).........	12°,6	12°,7	12°,9	13°,1	13°,2
2 — —	12°,6	12°,7	12°,8	13°	13°,2
3 — —	12°,4	12°,5	12°,8	12°,8	12°,6
4 — —	11°,5	11°,4	11°,8	11°,8	11°,8
5 — —	9°,7	9°,7	9°,7	10°	8°
6 — —	10°,2	10°	10°,3	10°,4	10°,2
7 — —	8°,6	8°,3	8°,4	8°,4	8°,2
Températures moyennes de la journée..	11°,5	11°,3	11°,4	11°,7	11°,7

des différences pouvant atteindre 8°. Lorsque les plantes sont très jeunes et que leurs racines sont peu développées, ces variations de la température du sol, suivant l'éclairement, ont certainement une influence notable sur le développement ; c'est pour cette raison que j'ai utilisé deux dispositifs particuliers pour étudier les premières phases de la végétation. Dans ces deux dispositifs, décrits précédemment (cultures dans des cristallisoirs refroidis par un courant d'eau et cultures en tubes), les graines d'abord, et les jeunes plantes ensuite, sont soumises à des températures semblables sous les cinq éclairements et à l'obscurité. J'ai donc pu étudier ainsi l'action de l'intensité lumineuse sur la germination, et suivre les jeunes plantes jusqu'à l'épanouissement des cotylédons, sans que la variation de température du sol pût intervenir. Les mêmes plantes ayant été cultivées en même temps dans les tubes, dans les cristallisoirs refroidis, et sous les grandes tentes, l'étude des stades jeunes n'a été faite que dans les deux premiers de ces dispositifs ; les plantes qui croissaient sous les grandes tentes n'ont pas été étudiées à ces stades; on n'a tenu compte de leur développement qu'à partir du moment où les cotylédons (ou, les deux premières feuilles pour les espèces à cotylédons hypogés), étant complètement étalés, la température de la sur-

face du sol ne jouait plus qu'un rôle très faible dans le développement.

JOURS ET HEURES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
12 Juin à 8 heures..	90	91	93	98	100
— — 12 — ..	90	80	89	84	82
— — 7 — ..	88	91	94	100	103
13 — 8 — ..	84	84	86	93	92
— — 12 — ..	67	63	62	67	67
— — 7 — ..	92	92	96	101	105
14 — 8 — ..	65	64	66	72	66
— — 12 — ..	63	61	64	70	67
— — 7 — ..	80	79	82	89	90
15 — 8 — ..	82	80	80	82	80
— — 12 — ..	92	76	71	76	70
— — 7 — ..	86	86	90	96	100
16 — 8 — ..	90	89	93	98	98
— — 12 — ..	92	77	82	87	85
— — 7 — ..	89	88	92	98	99
17 — 8 — ..	93	91	96	102	102
— — 12 — ..	89	86	91	97	95
— — 7 — ..	82	81	82	88	89
18 — 8 — ..	87	86	88	93	92
— — 12 — ..	74	71	73	80	76
— — 7 — ..	82	81	84	91	92

L'état hygrométrique de l'air est resté sensiblement égal sous les divers éclairements. Le tableau ci-dessus renferme les indications données par les cinq hygromètres au cours d'une semaine, du 12 au 19 juin, les observations étant faites trois fois par jour : à huit heures, à midi, et à sept heures.

On voit que l'état hygrométrique présente parfois des différences assez grandes dans les diverses tentes ; mais ces variations dans la teneur en eau de l'air ne suivent pas de loi déterminée ; tantôt c'est à l'éclairement n° 5 que l'air est le plus humide, tantôt c'est sous la tente correspondant à l'éclairement n° 1. D'ailleurs, l'état hygrométrique varie, à l'air libre, dans de grandes proportions ; deux hygromètres placés dans un champ, à 10 mètres d'intervalle, donnent des indications très différentes, quoique l'éclairement, la température, l'abondance

de végétation soient semblables de part et d'autre. Chacun des hygromètres varie dans des sens divers suivant la nature des couches d'air au niveau desquelles il se trouve et suivant les modifications apportées par le vent dans la disposition de ces couches.

Si l'on considère l'état hygrométrique moyen pendant une journée ou pendant une semaine, on voit d'ailleurs que les différences, sous les cinq éclairements, sont peu considérables; on peut encore observer dans ce cas, que les variations se font dans des sens divers et non parallèlement à l'augmentation ou à la diminution de l'éclairement.

Le tableau ci-dessous indique la moyenne de l'état hygro-

MOIS	SEMAINES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Mai........	du 1er au 7..	60	55	53	54	53
—........	— 8 — 14..	71	62	59	61	59
—........	— 15 — 21..	75	73	71	73	73
—........	— 22 — 31.	89	87	95	91	93
Juin.......	du 1er au 7..	77	74	75	79	79
—	— 8 — 14.	85	83	87	91	91
—	— 15 — 21.	84	79	81	87	86
—	— 22 — 30..	88	87	92	97	97

métrique de l'air pendant chaque semaine des mois de mai et de juin.

Pour obtenir un état hygrométrique du sol qui soit le même à tous les éclairements, les différents lots de plantes sont arrosés chaque matin avec une quantité d'eau égale.

En recueillant trois fois par jour les indications données par les hygromètres et par les thermomètres, j'ai noté aux différents moments de la journée quel était l'état de l'atmosphère. A la fin de chaque journée, je calculai le temps pendant lequel le ciel était resté clair. Le rapport entre le nombre des journées ensoleillées et le nombre total des jours contenus dans chaque mois a été :

Pendant le mois	d'avril,	20	journées claires sur	30...	0,66
—	de mai,	20	—	31...	0,64
—	de juin,	11	—	30...	0,36
—	de juillet,	8	—	31...	0,26
—	d'août,	18	—	31...	0,58

Les espèces sur lesquelles ont porté les expériences sont :

1° Plantes vivant dans la nature à une lumière solaire d'intensité moyenne.

Triticum vulgare; Mercurialis annua; Raphanus sativus; Pisum sativum; Tropæolum majus; Saponaria officinalis; Amarantus retroflexus; Solanum tuberosum cultivé en partant des tubercules.

2° Plantes vivant dans la nature à une intensité lumineuse très forte.

Salsola Kali; Atriplex crassifolia.

3° Plante vivant dans la nature à une intensité lumineuse faible.

Teucrium Scorodonia.

Toutes les graines ont été semées le 9 avril 1909, sous chacun des cinq éclairements et à l'obscurité.

La marche générale des recherches a été la suivante :

Un lot de plantes a été semé :

1° Dans chacun des six tubes;

2° Dans les cristallisoirs placés sous chacune des quatre petites tentes, à l'obscurité et à l'air libre;

3° A chacun des éclairements obtenus au moyen des grandes tentes, et à l'air libre.

Dans les tubes et dans les cristallisoirs, les graines étant placées sur du coton humide, sont exposées à des lumières qui varient suivant l'épaisseur du papier enveloppant les tubes ou des toiles protégeant les cristallisoirs. Les cultures sont observées chaque jour, et des échantillons sont prélevés pour l'étude du poids sec et du poids frais, de la morphologie et de l'anatomie des plantes. Dans chaque prélèvement, j'ai pris vingt individus parmi lesquels j'ai choisi sept échantillons moyens, cinq pour le poids sec et le poids frais, un pour l'étude morphologique et un pour l'étude anatomique. Dans les grandes tentes, les graines sont semées normalement c'est-à-dire qu'une légère couche de terre les recouvre; par conséquent, la différence d'éclairement ne se fait pas sentir au moment de la germination. La culture dans les grandes tentes a donc pour but l'étude des stades qui suivent la germination;

toutes les graines d'une même espèce germent en même temps sous toutes ces tentes et à l'air libre.

Les plantes ont été étudiées au point de vue de leur développement, aux cinq éclairements, et les différences qu'elles présentaient dans leur rapidité de croissance ont été notées, et seront indiquées dans le chapitre qui traite du développement général. Les plantes n'atteignant pas chacun des divers stades en même temps sous tous les éclairements, la récolte des échantillons (nécessaires à la détermination du poids sec, du poids frais, de la teneur en eau, et aux observations sur la morphologie), n'a pu être faite le même jour sous les cinq éclairements : j'ai attendu, pour faire cette récolte dans les différents lots, que les plantes y fussent arrivées au stade dont je m'occupais.

Dans l'exposé des résultats obtenus, j'envisagerai successivement l'influence de l'intensité lumineuse sur :

1° La production de substance sèche ;

2° La production de substance fraîche ;

3° La teneur en eau des tissus ;

4° Le développement général et la morphologie ;

me réservant de faire connaître ultérieurement les résultats de mes recherches sur les modifications apportées par la différence d'éclairement dans l'anatomie des plantes étudiées.

III. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS.

1. Influence de l'éclairement sur la production de substance sèche.

La détermination du poids sec a toujours été faite sur cinq individus moyens choisis parmi vingt plantes récoltées dans chaque lot. Les racines des plantes récoltées sont débarrassées de la terre qu'elles portent, au moyen d'un pinceau. Les parties souterraines sont séparées des parties aériennes, et les organes composant les différents lots sont ensuite coupés en fragments très petits et enfermés dans des flacons en verre mince dits flacons à tare, dont le poids a été déterminé préalablement ; ces flacons sont immédiatement pesés pour la détermination du poids frais, puis ils sont portés à l'étuve à 105° où ils sont main-

tenus jusqu'à ce que toute l'eau soit évaporée et que le poids des flacons soit devenu constant ; le temps nécessaire pour obtenir ce résultat varie entre trente-six et soixante-douze heures suivant la quantité de substance contenue dans les flacons.

La détermination du poids sec est faite sur les plantes cultivées aux divers éclairements et récoltées au moment où elles sont arrivées à un stade déterminé comme je l'ai déjà indiqué. Le plus souvent, ce stade n'est pas atteint le même jour par les individus cultivés sous tous les éclairements ; les plantes sont donc récoltées à des jours différents et à mesure qu'elles atteignent le stade. Quelques rares exceptions ont été faites pour les plantes cultivées aux éclairements très faibles et dont le développement s'arrêtait entre deux des stades étudiés. Ces exceptions sont d'ailleurs indiquées en note pour chaque plante.

1° *Triticum vulgare*.

Le Blé sur lequel ont porté ces expériences est désigné dans le commerce sous le nom de Blé Chiddam de mars. La détermination du poids sec a été faite, sur cette plante, aux cinq stades suivants de son développement :

1° Plante ayant une seule feuille développée ;
2° Plante ayant cinq feuilles développées ;
3° Plante en fleurs ;
4° Plante en fruits ;
5° Plante flétrie.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids sec, chez le Blé cultivé aux différents éclairements.

Le poids moyen d'une graine sèche, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,024.

Au premier stade étudié, les plantules ont leur poids sec maximum à l'éclairement 2. Mais à ce stade peu avancé il n'y a eu, sous aucun éclairement, de gain en substance sèche ; le poids de chaque plantule a baissé au contraire, au cours de de la germination, et la perte de substance sèche a été à peu près la même sous les différents éclairements. Il semble y avoir eu pourtant un minimum de perte à l'éclairement 2, la quantité

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes	Stades du développement	Organes	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
19 avril	Une seule feuille développée..........	Plantes entières.	0,020	**0,021**	0,018	0,019	0,017
24 mai	3 feuilles développées.	Tiges et feuilles.	0,015	0,083	0,081	**0,154**	0,103
		Racines........	0,005	0,008	0,010	**0,020**	0,010
		Plantes entières.	0,020	0,091	0,091	**0,174**	0,113
4 au 6 juil.	Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles et inflorescences.	+ (1)	0,207	0,648	**1,417**	0,529
		Racines........	+	0,007	0,075	**0,195**	0,091
		Plantes entières.	+	0,214	0,723	**1,612**	0,620
25 au 28 juil.	Plantes en fruits....	Tiges et feuilles.	+	0,393(2)	1,192	**3,186**	2,075
		Épis...........	+	0,000	0,069	0,333	**0,488**
		Racines.	+	0,005	0,284	**0,994**	0,612
		Plantes entières.	+	0,398	1,545	**4,513**	3,175
27 août au 11 septemb.	Plantes flétries......	Tiges et feuilles.	+	+	0,662	**3,049**	1,212
		Racines........	+	+	0,021	**0,734**	0,135
		Plantes entières.	+	+	0,683	**3,783**	1,347

de substance sèche absolue constituant chaque plantule, devenant de plus en plus faible d'une part à mesure que l'intensité lumineuse diminue, et d'autre part à mesure qu'elle augmente.

Au deuxième stade, les plantes cultivées à l'éclairement 1 ont un poids sec semblable à celui qu'elles avaient déjà au stade précédent. Leurs feuilles sont cependant très riches en pigment vert ; il faut en conclure qu'à cet éclairement les jeunes plantes n'assimilent que très faiblement ; l'assimilation est seulement assez intense pour remplacer les pertes de substance résultant de la respiration. A ce stade du développement du Blé, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche

(1) Les signes + indiquent que les déterminations de poids secs n'ont pu être faites parce que les individus avaient cessé de se développer et étaient morts avant d'arriver au stade considéré. Les chiffres indiqués en caractères gras représentent les maxima.

(2) Sous cet éclairement, le Blé n'a jamais atteint le stade 4 ; il a été récolté en même temps que ceux qui l'avaient atteint aux éclairements plus intenses, de manière qu'on puisse comparer les augmentations du poids frais sous les différentes intensités lumineuses.

est représenté par l'éclairement 4, aussi bien pour ce qui concerne la plante entière que pour la racine ou pour l'ensemble des tiges et feuilles. A partir du stade 2, le Blé cesse de se développer à l'éclairement 1, et meurt au moment où la floraison a lieu sous les intensités lumineuses fortes.

Au troisième stade étudié, qui est celui de la floraison,

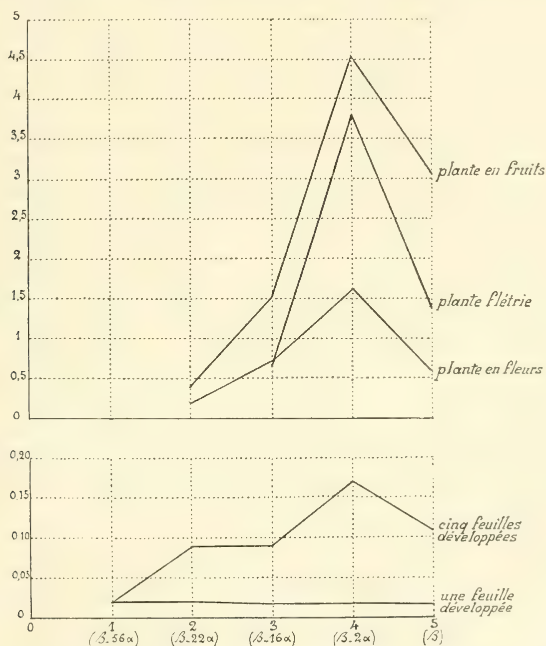


Fig. 3. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Triticum vulgare*, au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

l'optimum lumineux correspond encore à l'éclairement 4 pour la production de la substance sèche constituant ou la plante entière, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, ou seulement la racine.

Au stade 4 (époque de la maturation des fruits) l'optimum est encore représenté par l'éclairement 4 aux différents points de vue

cités plus haut ; mais il n'en va pas de même pour la production de la substance sèche constituant les fruits. Le poids sec des fruits atteint son maximum à l'éclairement 5 ; l'optimum lumineux, pour la formation de la substance sèche des fruits du Blé est donc représenté par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

Enfin lorsque les plantes se sont complètement desséchées et que les fruits sont tombés, la quantité de substance sèche constituant la racine, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, ou la plante entière, atteint encore son maximum à l'éclairement 4.

En résumé, chez le Blé, l'optimum lumineux pour le poids sec absolu considéré aux différents stades du développement, aussi bien que pour la production de la substance sèche constituant la plante entière, la racine, ou l'ensemble de la tige et des feuilles, correspond à une lumière faiblement atténuée et reste constant pendant tout le cours du développement.

Seul, le poids sec des fruits est plus élevé chez les individus cultivés à la lumière solaire directe.

En portant en abscisses les différents éclairements (1), et en ordonnées les quantités de substance sèche correspondant à chaque période de la végétation, j'ai construit les courbes figurées ci-dessus ; ces courbes permettent de juger de l'influence exercée par l'éclairement sur le poids sec du Blé, aux différents stades du développement.

2° *Mercurialis annua.*

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite

(1) Pour toutes les courbes figurées dans ce Mémoire, ce ne sont pas les différentes quantités de lumière reçues par les plantes pendant un temps donné, qui sont portées en abscisses; il eût été presque impossible de déterminer exactement ces quantités, l'intensité de la radiation solaire variant continuellement au cours de chaque journée et suivant l'époque de l'année; la connaissance de ces quantités n'eût d'ailleurs présenté qu'un faible intérêt pour le sujet traité ici. Les chiffres 0, 1, 2, 3, 4, 5, portés en abscisses, correspondent à des éclairements d'intensité différente ; les distances laissées entre chacun d'eux sont égales entre elles, mais ne sont pas proportionnelles aux quantités de lumière reçues par les plantes cultivées sous ces éclairements. Chaque chiffre sert seulement à indiquer que l'éclairement qu'il représente est plus intense que celui qui est représenté par un chiffre moins élevé et moins intense que celui qui correspond à un chiffre plus élevé.

aux quatre stades suivants du développement du *Mercurialis annua* :

1° Plante dont la tige principale porte huit feuilles.

2° Plante en fleurs.

3° Plante en fruits.

4° Plante flétrie.

A partir du stade de la floraison, la détermination de la quantité de substance sèche a porté sur des individus mâles et sur des individus femelles récoltés sous les différents éclairements.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus. Le poids

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES		Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
24 mai au 23 juin	Plantes à 8 feuilles.		Tiges et feuilles	0,021	0,082	0,097	**0,134**	0,052
			Racines	0,003	0,008	0,019	**0,022**	0,013
			Plantes entières	0,024	0,090	0,116	**0,156**	0,065
17 juin au 26 août	Plantes en fleurs.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,27	0,51	0,59	1,35	**1,79**
			Racines	0,02	0,06	0,09	0,17	**0,38**
			Plantes entières.	0,29	0,57	0,68	1,52	**2,17**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,24	0,76	0,82	**1,67**	**1,64**
			Racines	0,02	0,09	0,20	0,23	**0,30**
			Plantes entières.	0,26	0,85	1,02	**1,90**	**1,94**
5 août au 11 oct.	Plantes en fruits.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,26	8,82	11,94	10,62	**16,29**
			Racines	0,04	0,57	0,64	0,57	**1,76**
			Plantes entières.	0,30	9,39	12,58	11,19	**18,05**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	0,26	11,06	15,99	33,45	**42,20**
			Racines	0,02	0,61	1,04	3,15	**4,30**
			Plantes entières.	0,28	11,67	17,03	36,60	**46,23**
28 août au 3 novemb.	Fin de la végétation.	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	0,29	9,08	11,74	12,40	**23,56**
			Racines	0,04	0,47	0,76	0,88	**1,66**
			Plantes entières.	0,33	9,55	12,50	13,28	**25,22**
		Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	0,36	21,46	21,94	36,61	**42,98**
			Racines	0,03	0,88	0,93	1,96	**2,76**
			Plantes entières.	0,39	22,34	22,87	38,57	**45,74**

sec moyen d'une graine de Mercuriale, calculé d'après le poids de 100 graines, était 0gr,021.

Parmi les plantes que j'ai étudiées, la Mercuriale est la seule qui ait atteint le stade de la fructification à l'éclairement 1.

Au moment où les plantes ont huit feuilles développées, elles présentent leur maximum de substance sèche à l'éclairement 4 ; cette supériorité dans la production de la matière sèche à l'intensité lumineuse 4, intéresse aussi bien la partie aérienne que la partie souterraine des plantes.

A l'époque de la floraison, l'optimum lumineux pour la production de la matière sèche, aussi bien chez les individus mâles que chez les femelles, correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe. Ceci est vrai pour les plantes entières aussi bien que pour leurs différentes parties prises en particulier (racines d'une part, ensemble des tiges, des feuilles et des fleurs d'autre part). En général, les pieds femelles renferment plus de substance sèche que les mâles. Le tableau ci-dessous indique les rapports des poids de la substance sèche chez les pieds femelles aux poids de cette substance chez les pieds mâles.

On voit que le rapport croît depuis les éclairements les plus faibles jusqu'à une certaine intensité lumineuse qui correspond à la lumière solaire légèrement atténuée. A ce dernier éclairement la différence entre le poids des pieds mâles et celui des pieds femelles est donc plus grande qu'à toute autre intensité lumineuse.

Depuis le stade de la floraison jusqu'à la fin de la période

STADES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2e stade..........	0,89	1,49	**1,5**	1,25	0,89
3e stade..........	0,93	1,24	1,35	**3,27**	2,56
4e stade..........	1,28	2,33	1,82	**2,90**	1,81

végétative, la substance sèche constituant la Mercuriale atteint toujours son maximum à l'éclairement 5. Mais si, au lieu d'envisager le poids sec absolu aux divers stades du développement, on considère l'augmentation de la substance sèche ayant eu lieu à chaque stade depuis le stade précédent, on voit que l'optimum

lumineux pour cette augmentation est représenté par l'éclairement 4 au début du développement, par l'éclairement 5 ensuite, et par l'éclairement 2 à la fin de la période végétative.

En résumé, la quantité de substance sèche constituant la Mercuriale est plus grande chez les pieds femelles que chez les pieds mâles ; la différence existe d'une manière générale à tous les stades du développement et à tous les éclairements, mais elle présente un maximum à la lumière solaire faiblement atténuée (éclairements 3-4).

Pour les pieds mâles comme pour les pieds femelles, l'intensité lumineuse à laquelle le poids sec atteint son maximum est représentée par l'éclairement 4 au début du développement ; cet optimum se déplace ensuite et correspond pour tout le reste de la vie de la plante à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

Quant à l'optimum lumineux pour l'augmentation de la substance sèche, il est représenté par l'éclairement 4, au début du développement, par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe ensuite, et par l'intensité lumineuse 2 à la fin de la période végétative. Cet abaissement de l'optimum pour la production de la substance sèche à la fin de la végétation, est dû à ce que les plantes qui se développent à un éclairement intense forment à ce moment une grande quantité de fleurs et de fruits ; leur appareil foliaire augmente peu pendant cette période du développement. Les plantes qui croissent à un éclairement plus faible forment beaucoup moins de fleurs, mais produisent, par contre, des rameaux et des feuilles nouvelles en grande quantité. De cette manière, la surface assimilatrice est augmentée chez les plantes cultivées à la lumière atténuée ; en outre, l'énergie assimilatrice des organes nouvellement formés est très grande ; il en résulte chez ces plantes une production très active de substance sèche, tandis que cette production est faible chez les individus développés à une lumière plus intense.

Il est intéressant de noter qu'à un éclairement très faible (éclairement 1) la Mercuriale a pu assimiler assez activement pour constituer une quantité de substance sèche relativement

importante. Le poids sec d'une graine étant 0gr,021, celui d'une plante en fruits développée à l'éclairement 1 étant 0gr,390, cette plante a donc fabriqué 0gr,369 de matière sèche à cette lumière très faible, dans laquelle la plupart des autres plantes étudiées mouraient après avoir épuisé les réserves de leur graine.

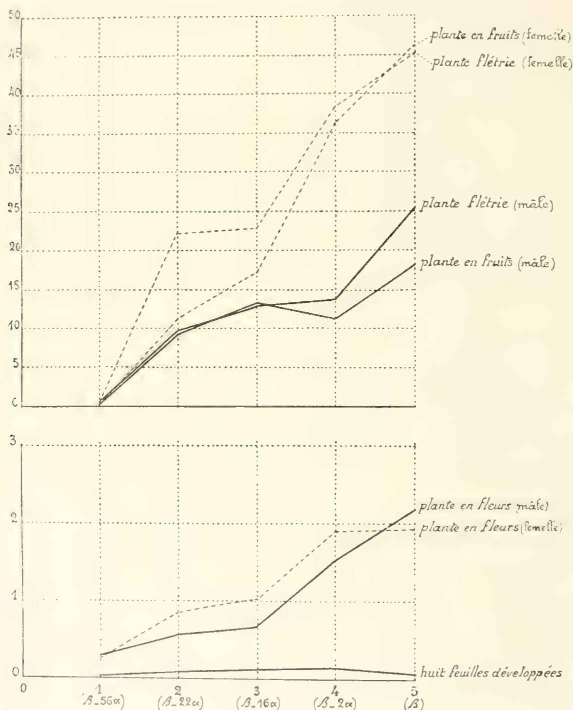


Fig. 4. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Mercurialis annua*, au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes (les lignes pointillées se rapportent aux pieds femelles).

Les courbes ci-dessus résument les variations de la quantité de substance sèche, subies au cours de leur développement par les Mercuriales cultivées aux différents éclairements.

3° *Raphanus sativus.*

La détermination du poids sec a été faite sur le Radis aux six stades suivants de son développement.

1° Plantule ayant ses cotylédons étalés, et laissant voir entre eux le bourgeon terminal d'une longueur de 2 millimètres.

2° Plante ayant quatre feuilles développées.

3° Début de la floraison.

4° Floraison.

5° Fin de la floraison.

6° Fruits mûrs.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus. Le poids

Variation de la quantité de substance sèche chez le
Raphanus sativus
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT.	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
19 avril.	Cotylédons étalés....	Plantes entières......	0,010	**0,015**	0,014	0,012	0,009
8 mai.	4 feuilles développées.	Tiges et feuilles......	+	0,13	**0,20**	**0,21**	0,15
		Tubercules et racines.	—	0,01	0,04	0,05	**0,06**
		Plantes entières......	+	0,14	**0,24**	**0,26**	0,21
13 juin.	Début de la floraison.	Tiges et feuilles......	—	0,99	1.99	**4,04**	1,87
		Tubercules et racines.	—	0,10	0,74	1,14	**1.29**
		Plantes entières......	+	1,09	2,73	**5.18**	3.16
24 juin au 7 juil.	Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles, fleurs.	+	3,97	4.83	**11,55**	8.40
		Tubercules et racines.	—	0,26	0,68	2,00	**3.62**
		Plantes entières......	+	4.23	5,51	**13.55**	12.02
5 au 24 août.	Fin de la floraison...	Tiges, feuilles, fleurs et jeunes fruits....	+	5,90	11,70	**11.38**	**11.72**
		Tubercules et racines.	+	0,36	1,07	**2,35**	**2,27**
		Plantes entières......	+	6,26	12.77	**13.73**	**13.99**
27 août au 11 oct.	Fruits mûrs.	Tiges et feuilles......	—	2,94	9,07	**10.51**	**10.24**
		Fruits.....	—	0,07	0,88	**2.17**	**2.15**
		Tubercules et racines.	+	0,13	0,70	1,33	**1.9[illegible]**
		Plantes entières......	—	3,14	10,65	**14.01**	**14.[illegible]**

moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0gr,0084.

Au premier stade du développement le gain en substance sèche est très faible ; il est à peu près nul dans les éclairements extrêmes 1 et 5 et atteint son maximum en 2.

Les Radis développés en 1 n'atteignent jamais le second stade de leur développement (quatre feuilles développées) ; après avoir produit deux feuilles mal constituées, ils cessent généralement de croître et meurent.

Au deuxième stade, l'optimum lumineux pour le poids de la substance sèche constituant la partie aérienne des plantes correspond à l'éclairement 3-4. Il n'en est pas de même pour le poids sec du tubercule qui présente son maximum en 5.

Aux stades 3 et 4, l'optimum lumineux se maintient en 4 pour le poids sec de la partie aérienne du Radis et en 5 pour celui du tubercule.

Aux stades 5 et 6, la quantité de substance sèche constituant la partie aérienne et la partie souterraine est à peu près la même aux éclairements 4 et 5. Le poids sec des fruits est identique, à ces deux intensités lumineuses ; il est beaucoup plus faible à l'éclairement 3 et à peu près nul à l'éclairement 2.

En résumé, si l'on considère le poids sec du Radis, aux différents stades du développement, on voit que la lumière à laquelle il atteint son maximum correspond à l'éclairement 2 au début du développement ; l'optimum lumineux se déplace ensuite vers une intensité lumineuse plus forte et se trouve successivement représenté par l'éclairement 4 aux stades 2, 3 et 4, et par l'éclairement 4-5 aux stades 5 et 6. Quant à l'optimum pour l'*augmentation* de la substance sèche, il subit des variations à peu près semblables à celles de l'optimum pour le poids sec absolu : la courbe qui figure ses variations présente seulement une ascension un peu plus rapide ; elle passe par les éclairements 2 et 4, reste à cette dernière intensité lumineuse pendant deux stades seulement et atteint ensuite l'éclairement 5, auquel elle se maintient jusqu'au dernier stade.

Le poids sec du tubercule de Radis est toujours plus élevé à la lumière solaire directe. Celui des fruits est à peu près semblable aux éclairements 4 et 5.

Les résultats concernant la variation du poids sec, aux

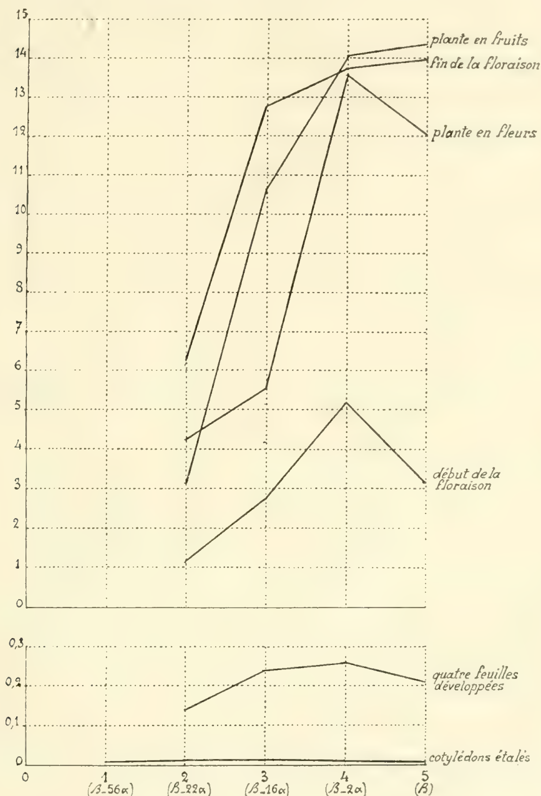


Fig. 5. — Courbes représentant les variations de la quantité de substance sèche chez le *Raphanus sativus*, au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

différents stades du développement du Radis, sont résumés dans les courbes ci-contre.

4° *Pisum sativum.*

La détermination du poids sec a été faite aux quatre stades suivants du développement du Pois:

1° Deuxième feuille complètement étalée.
2° Plante dont la tige principale porte six feuilles.
3° Floraison.
4° Fruits mûrs.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Pisum sativum* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
22 avril.	2 feuilles développées..	Plantes entières...	0,112	**0,139**	0,133	0,120	0,111
9 mai.	6 feuilles développées..	Tiges et feuilles...	0,044	0,183	**0,238**	**0.230**	0,201
		Racines	0,019	0,062	0,101	0,100	**0,108**
		Plantes entières...	0,063	0,245	**0,339**	**0,330**	0.309
15 au 20 juin	Floraison	Tiges, feuilles et fleurs..........	0,23 (1)	1.70	4,9	**5,6**	**5.7**
		Racines	0,02	0,10	0,3	0,2	**0,5**
		Plantes entières...	0.25	1.80	5.2	**5,8**	**6.2**
29 au 31 juillet.	Fruits mûrs..	Tiges et feuilles...	+	1,04	2,70	**8.7**	**8,3**
		Racines	+	0,11	0.17	0,3	**1,3**
		Fruits { Péricarpes.	+	0,15	0,60	1,1	**1.6**
		Fruits { Graines ...	+	0,18	2,40	3.3	**4.5**
		Plantes entières...	+	1.48	5,87	13,4	**15.7**

Le poids moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines était 0gr,1493.

Nous constatons, au premier stade du développement du Pois, une perte dans la quantité de substance sèche constituant chaque plantule, le poids sec de chaque graine semée étant 0gr,149 et celui de chaque plante, récoltée au moment où la deuxième feuille est complètement développée, étant inférieur à 0gr,149.

Comme pour le Blé, il existe un minimum de perte à l'éclairement 2. En rapprochant les résultats obtenus pour le Pois et

(1) Les Pois cultivés à cet éclairement n'ont jamais fleuri ; ils commençaient à dépérir au moment où ceux qui se développaient à des lumières plus intenses atteignaient le stade de la floraison. Ces Pois ont cependant été récoltés à ce moment, quoiqu'ils n'aient pas atteint le stade, et le poids sec en a été déterminé pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de la quantité de substance sèche ayant eu lieu sous un faible éclairement avec celle qui s'est produite pendant le même temps sous les autres éclairements.

le Blé de ceux qui viennent d'être exposés pour le Radis, il est permis de conclure que cette différence dans la perte subie au début de leur développement par les plantes cultivées à divers éclairements est due à la différence d'activité de l'assimilation suivant l'intensité lumineuse ; la perte due à la respiration doit être peu différente sous les 5 éclairements, mais l'énergie assimilatrice étant plus active à l'éclairement 2 pour le Blé comme pour le Pois, la perte constatée chez ces plantes, dans la quantité de substance sèche, est moindre à cet éclairement.

Au deuxième stade (sixième feuille développée), l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement l'ensemble de la tige et des feuilles du Pois correspond à l'éclairement 3-4. Quant à l'appareil radiculaire, la quantité de sa substance sèche présente son maximum à la lumière solaire directe.

Au stade de la floraison, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement la partie aérienne est représenté par l'intensité lumineuse 4-5. Le poids sec de l'appareil radiculaire présente encore son maximum à l'éclairement le plus intense.

Le Pois cultivé en 1 n'a jamais atteint le stade de la floraison ; après avoir produit la septième ou la huitième feuille, toutes les plantes ont cessé de se développer sans avoir fleuri. Au moment où la floraison se produisait en 2, 3, 4 et 5, on a donc récolté le Pois en 1 quoiqu'il ne soit pas au stade de la floraison, pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de sa substance sèche à celle des individus cultivés en 2, 3, 4 et 5.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont complètement mûrs, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière est nettement en 5. A ce moment, les individus qui s'étaient développés en 1 sont morts. Comme au stade précédent, le poids sec de l'ensemble de la tige et des feuilles est le même en 4 et en 5 ; celui des racines est à son maximum en 5 ; le poids sec des fruits est plus élevé en 5 qu'en 4.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche constituant la plante entière est représenté, au

début du développement du Pois, par l'éclairement 2 ; il se déplace ensuite et correspond successivement aux intensités lumineuses 3-4, 4-5, et 5. Le poids sec de l'appareil radiculaire

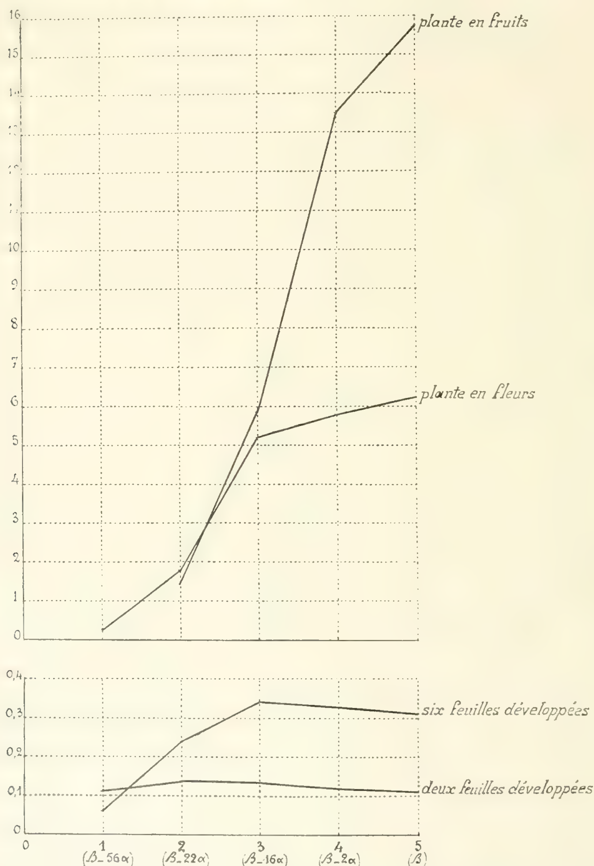


Fig. 6. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Pisum sativum*, au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

est toujours à son maximum à l'éclairement le plus intense, pendant toute la durée de la végétation.

La quantité de substance sèche constituant les fruits est aussi à son maximum en 5.

Que l'on considère le poids sec absolu ou l'*augmentation* du poids sec aux divers stades du développement du Pois, la courbe de variation de l'optimum d'éclairement reste la même.

Les courbes ci-dessus représentent, aux différents éclairements, les variations survenues, au cours du développement du Pois, dans la quantité de substance sèche constituant les plantes entières.

5° *Tropæolum majus*.

Les Capucines sur lesquelles ont porté les expériences appartenaient à une variété naine.

La détermination du poids sec a été faite, sur ces plantes, aux cinq stades suivants de leur développement :

1° Deux feuilles complètement étalées.

2° Six feuilles développées sur la tige principale.

3° Début de la floraison.

4° Floraison.

5° Fin de l'époque de la maturation des fruits.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus. Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était $0^{gr},0769$.

Au premier stade du développement de la Capucine (deux feuilles développées), le poids des plantules sèches est à peu près le même aux différents éclairements; il est seulement très faiblement supérieur en 4.

Au second ainsi qu'au troisième stade, l'optimum lumineux, pour la production de la substance sèche constituant la plante entière ou seulement l'ensemble de la tige et des feuilles, est représenté par l'éclairement 4. Quant au poids sec de l'appareil radiculaire, il atteint son maximum à la lumière solaire directe.

En 1, la Capucine n'a jamais atteint le stade de la floraison, mais elle a continué à se développer jusqu'à l'époque où les individus cultivés en 5 par exemple atteignaient la fin de la période de maturation des fruits. L'augmentation de poids sec a été très lente et très faible pendant toute la durée de la période

Variation de la quantité de substance sèche chez le
Tropæolum majus,
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes	Stades du développement	Organes	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
11 juin.	2 feuilles développées..	Plantes entières.	0,082	0,064	0,075	**0,087**	0,080
22 juin.	6 feuilles développées..	Tiges et feuilles.	0,04	0,10	0,13	**0,23**	0,11
		Racines	0,04	0,02	0,04	0,05	**0,06**
		Plantes entières.	0,08	0,12	0,17	**0,28**	0,17
22 juillet.	Début de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs..	0,14 (1)	2,47	6,92	**11,74**	6,60
		Racines	0,01	0,07	0,31	0,33	**0,43**
		Plantes entières.	0,15	2,54	7,23	**12,07**	7,03
6 août.	Plantes en fleurs	Tiges, feuilles et fleurs..	0,167 (1)	2,34	6,71	**9,96**	**9,60**
		Racines	0,002	0,03	0,17	0,28	**0,53**
		Plantes entières.	0,169	2,37	6,88	**10,24**	**10,13**
21 sept.	Plantes en fruits	Tiges, feuilles et fruits..	0,460 (1)	4,68	26,01	**36,36**	**34,81**
		Racines	0,002	0,07	0,76	0,80	**2,08**
		Plantes entières.	0,462	4,75	26,77	**37,16**	**36,89**

végétative à cet éclairement 1, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen du tableau ci-dessus. A partir de la troisième récolte (début de la floraison), les individus développés en 1 n'étaient donc pas arrivés aux stades correspondants à ceux des spécimens croissant aux éclairements 2, 3, 4 et 5. J'en ai cependant déterminé le poids sec de manière à pouvoir comparer l'activité de production de substance sèche sous les différents éclairements.

Au quatrième ainsi qu'au cinquième stade, l'optimum lumineux correspond à l'éclairement 4-5 aussi bien pour le poids sec de la plante entière que pour celui de la partie aérienne seule. Pour le poids sec de la racine, l'optimum est représenté comme aux stades précédents par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire directe.

En résumé, au début du développement, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche de la Capucine est représenté par l'éclairement 4. A partir du moment de la floraison, cet optimum tend à se déplacer vers une intensité

(1) La Capucine n'a jamais atteint ce stade à l'éclairement 1.

lumineuse plus grande, car, à la fin de la période végétative, la quantité de substance sèche contenue dans un pied de Capucine est à peu près semblable en 4 et 5. A tous les stades du développement, l'éclairement qui représente l'optimum lumineux pour

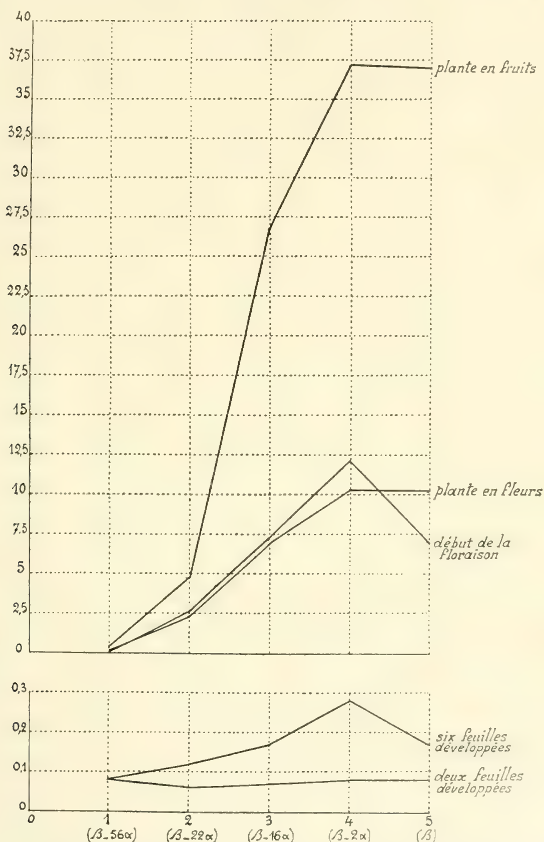


Fig. 7. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Tropæolum majus* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

l'augmentation de la substance sèche ayant eu lieu depuis le stade précédent est aussi celui auquel le poids sec atteint son maximum

L'optimum lumineux pour le poids de substance sèche constituant la racine est plus élevé que celui qui correspond au maximum de poids sec pour la partie aérienne ; pendant tout le développement, il est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe. Les courbes ci-contre représentent les variations du poids sec de la plante entière, aux divers stades du développement, chez des individus cultivés aux 5 éclairements.

6° *Saponaria officinalis*.

Le poids de la substance sèche a été déterminé, pour cette plante, aux quatre stades suivants de son développement :

1° Plante ayant ses cotylédons étalés.

2° Plante ayant douze feuilles sur la tige principale

3° Plante ayant vingt-deux feuilles sur la tige principale.

4° Plante en fleurs.

J'ai indiqué, dans le tableau ci-dessous, les quantités de substance sèche contenues dans les plantes récoltées à ces différents stades, sous les cinq éclairements dont je disposais.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
24 mai.	Cotylédons étalés........	Plantes entières.	0,0015	0,0015	0,0020	0,0020	**0,0022**
23 juin au 14 juil.	Plantes ayant 12 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	0,058	0,068	0,128	**0,366**
		Racines	+	0,006	0,010	0,028	**0,094**
		Plantes entières.	+	0,064	0,078	0,156	**0,460**
6 août au 17 sept.	Plantes ayant 22 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	+	1,97	2,35	**3,50**
		Racines	+	+	0,82	0,77	**2,37**
		Plantes entières.	+	+	2,79	3,12	**5,87**
17 sept. au 20 oct.	Plantes en fleurs........	Tiges, feuilles et fleurs..	+	+	+	4,31	**10,58**
		Racines	–	–	+	3,69	**5,50**
		Plantes entières.	+	+	+	8,00	**16,08**

Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids

de 100 graines était 0gr,0015. La récolte de ces graines avait été faite à Fontainebleau, l'année précédente, sur des individus croissant dans un terrain sableux et exposé à la lumière solaire directe.

Au moment où, sous les différents éclairements, les plantules ont leurs cotylédons étalés, on voit que le maximum de substance sèche se trouve chez les individus cultivés à l'éclairement le plus intense, en 5. Ceux qui se développent à des lumières plus faibles ont un poids de substance sèche d'autant moins élevé que l'intensité lumineuse est moins forte. La quantité de substance assimilée depuis le début de la germination jusqu'au moment où les cotylédons sont complètement étalés est plus faible aux éclairements 3 et 4 qu'à la lumière solaire directe ; elle est nulle sous les éclairements 1 et 2, où les jeunes plantules renferment la même proportion de substance sèche que les graines dont elles proviennent.

A l'éclairement 1, les plantules de Saponaire cessent de se développer dès qu'elles ont épuisé les réserves de la graine ; les individus cultivés en 2, 3, 4 et 5 parviennent donc seuls au second stade étudié. A ce moment, la substance sèche produite par les jeunes plantes atteint encore son maximum sous l'éclairement le plus fort, en 5 ; le poids sec est d'autant plus faible chez les individus des autres lots que le développement s'est effectué à un éclairement moins intense. Cette différence dans le poids sec porte aussi bien sur les plantes entières que sur leurs diverses parties prises en particulier (racine d'une part, tige et feuilles d'autre part).

Lorsque la Saponaire cultivée à l'intensité lumineuse 2 a produit seize à vingt feuilles, elle cesse de se développer et végète sans augmenter sensiblement de poids ; elle n'atteint donc jamais le stade 3 (22 feuilles développées).

Quand les individus cultivés en 3, 4 et 5 sont parvenus à ce dernier stade, nous constatons encore que le poids sec atteint son maximum à l'éclairement 5 ; le poids sec correspondant à la racine ou à l'ensemble de la tige et des feuilles est d'autant plus élevé que les plantes se sont développées à un éclairement plus intense.

La Saponaire n'a pas fleuri à l'éclairement 3 ; la floraison n'a

eu lieu qu'en 4 et en 5. A cette phase du développement, comme aux précédentes, les plantes ont un poids sec maximum à l'éclairement le plus intense, en 5 ; à l'éclairement 4, le poids sec de l'ensemble des tiges et des feuilles ainsi que celui des racines est beaucoup moins élevé qu'à la lumière solaire directe.

En résumé, depuis le début du développement de la Saponaire jusqu'au moment de la floraison, le poids de la substance sèche de cette plante est toujours à son maximum à la lumière solaire directe. Que l'on considère le poids sec aux différents stades, ou bien l'augmentation subie à chaque stade, depuis le stade précédent, par la quantité de substance sèche, c'est toujours l'éclairement 5 qui est le plus favorable. Cette intensité lumineuse étant la plus forte parmi celles dont je

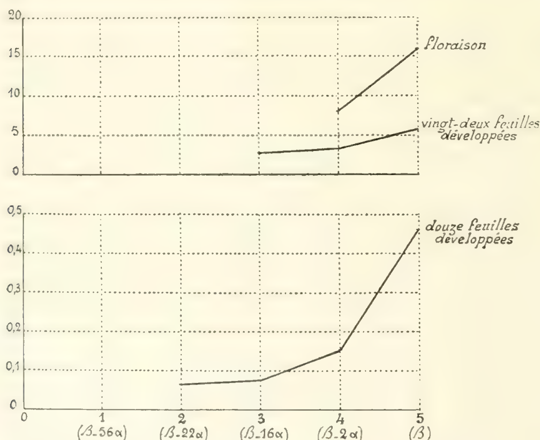


Fig. 8. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

disposais, il m'a été impossible de déterminer quel était l'optimum d'éclairement pour la production de la substance sèche et de savoir si cet optimum subissait des variations au cours du développement. Nous savons seulement que, pendant la première année de végétation, il correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies au cours du développement de la Saponaire par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

7° *Amarantus retroflexus.*

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite, chez l'*Amarantus* cultivé sous les cinq éclairements différents, aux cinq stades suivants de son développement :

1° Plante ayant ses cotylédons étalés.
2° Plante ayant six feuilles développées.
3° Début de la floraison.
4° Fin de la floraison.
te en fruits.

Le tableau suivant renferme les résultats obtenus.

Variations de la quantité de substance sèche chez
1 *Amarantus retroflexus*
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
26 avril.	Cotylédons étalés........	Plantes entières.	»	0,0010	0,0010	0,0022	0,0018
24 mai au 14 juil.	Plantes à 6 feuilles....	Tiges et feuilles.	+	0,024	0,022	0,030	0,025
		Racines.........	+	0,003	0,003	0,003	0,003
		Plantes entières.	+	0,027	0,025	0.033	0,028
22 juin au 26 août.	Début de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs........	+	0,35	0,39	0,53	5,41
		Racines.........	+	0,03	0,04	0,08	0,61
		Plantes entières.	+	0,38	0,43	0,61	6,02
5 août au 10 sept.	Fin de la floraison.....	Tiges, feuilles et fleurs........	+	» (1)	0,85	5,43	12,60
		Racines.	+	»	0,05	0,73	1,27
		Plantes entières.	+	»	0,90	6,16	13,87
17 sept. au 3 nov.	Plantes en fruits........	Tiges, feuilles et fruits........	+	0,23	0,65	15,89	26,88
		Racines.........	+	0,01	0,03	0,66	1,24
		Plantes entières.	+	0,24	0,68	16,55	28,12

(1) Le signe » indique que les plantes n'ont pu être pesées, le nombre des individus développés à cet éclairement n'ayant pas été suffisant.

Le poids sec moyen d'une graine, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,0004. La récolte de ces graines avait été faite à Fontainebleau, l'année précédente, sur des individus croissant dans un terrain sableux et exposé à la lumière solaire directe.

Lorsque les jeunes plantules ont leurs cotylédons étalés, c'est à l'éclairement 4 qu'elles renferment le maximum de substance sèche ; leur poids sec est moindre à l'éclairement 5, il est plus faible encore en 2 et 3, enfin en 1 il n'a pas été déterminé, car la plupart des plantules mouraient avant que les cotylédons fussent complètement étalés et même parfois avant qu'ils fussent débarrassés du tégument séminal.

Au stade 2, lorsque les jeunes plantes ont six feuilles développées, la quantité de substance sèche constituant la plante entière atteint encore son maximum en 4, mais c'est à l'éclairement 2 que l'*augmentation* de la substance sèche, depuis le stade précédent, a été la plus forte. La quantité de substance sèche constituant l'ensemble de la tige et des feuilles atteint son maximum à l'éclairement 4, mais celle qui est contenue dans la racine est la même en 2, 3, 4 et 5.

Au moment où l'*Amarantus* commence à fleurir, le poids maximum de substance sèche constituant l'ensemble de la tige et des feuilles ou bien la racine, est atteint chez les plantes cultivées à l'éclairement le plus intense, en 5. Il existe des différences très sensibles entre le poids des plantes développées en 2, 3 et 4, mais la différence est beaucoup plus grande encore entre les individus cultivés en 4 et ceux qui croissent en 5 ; chez ces derniers, le poids sec est dix fois plus grand que chez les premiers.

Au stade 4, c'est-à-dire à la fin de la floraison, le poids de la substance sèche atteint encore son maximum à l'éclairement le plus intense, en 5. La différence entre les poids de substance sèche chez les individus cultivés aux différents éclairements est aussi grande entre les plantes de 4 et celles de 5, qu'entre celles de 3 et celles de 4. Entre le début et la fin de la floraison, il y a eu une production de substance sèche très lente en 2 et en 3, mais en 4 l'assimilation a été presque aussi active qu'en 5, ce qui a diminué la différence existant entre les poids des plantes cultivées sous ces deux éclairements.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs et que les feuilles commencent à se dessécher, le poids sec de l'*Amarantus* atteint encore son maximum sous l'éclairement 5. L'augmentation de la substance sèche a été plus faible, depuis le stade précédent, à l'intensité lumineuse 4 qu'à la lumière solaire directe ; elle a été nulle sous les éclairements 2 et 3, où les plantes ont au contraire perdu de leur poids depuis l'époque de la floraison.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de substance sèche chez l'*Amarantus retroflexus* se déplace au cours du développement de cette plante. Il correspond à l'éclai-

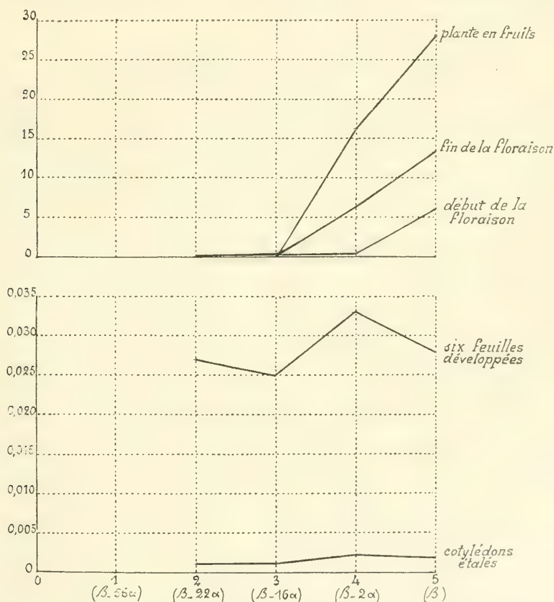


Fig. 9. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez l'*Amarantus retroflexus* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

rement 4 au début de la période végétative, et se trouve représenté, dans la suite du développement et jusqu'à la fin de la

période végétative, par une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de la lumière solaire non atténuée. A l'éclairement 1, le développement de l'*Amarantus* est nul; il est très faible aux éclairements 2 et 3.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies, au cours du développement de l'*Amarantus*, par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

8° *Salsola Kali.*

Le poids de la substance sèche a été déterminé, chez le *Salsola* cultivé sous les cinq éclairements, aux six stades suivants de son développement.

Variation de la quantité de substance sèche chez le *Salsola Kali* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 mai.	Cotylédons étalés..	Plantes entières.	»	»	0,008	0,010	**0,0 2**
24 mai.	Plantes à 8 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,035	**0,102**
		Racines	+	+	»	0,004	**0,015**
		Plantes entières.	+	+	»	0,039	**0,117**
16 au 18 juin.	Plantes à 16 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,110	**1,092**
		Racines	+	+	»	0,011	**0,086**
		Plantes entières.	+	+	»	0,121	**1,178**
30 juin au 4 juillet	Plantes en fleurs..	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	»	0,285	**1,963**
		Racines	+	+	»	0,017	**0,136**
		Plantes entières.	+	+	»	0,302	**2,099**
5 au 12 août.	Plantes en fruits...	Tiges, feuilles et fruits.........	+	+	»	0,997	**19,897**
		Racines	+	+	»	0,059	**0,463**
		Plantes entières.	+	+	»	1,056	**20,360**
10 au 19 oct.	Fin de la période végétative.........	Tiges, feuilles et fruits.........	+	+	0,173	1,425	**54,264**
		Racines	+	+	0,012	0,086	**0,495**
		Plantes entières.	+	+	0,185	1,511	**54,759**

1° Plante à cotylédons étalés et dont le bourgeon terminal a 2 millimètres de longueur.

2° Plante à huit feuilles développées sur la tige principale.

3° Plante à seize feuilles développées sur la tige principale.

4° Plante en fleurs.

5° Plante en fruits.

6° Fin de la période végétative.

Les résultats sont réunis dans le tableau ci-dessus.

Le poids sec moyen d'une graine de *Salsola*, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,0034. La récolte de ces graines avait été faite, l'année précédente, sur des individus croissant en pleine lumière sur la plage de Saint-Cast (Côtes-du-Nord).

A l'éclairement 1, les plantules cessent de se dévelop-

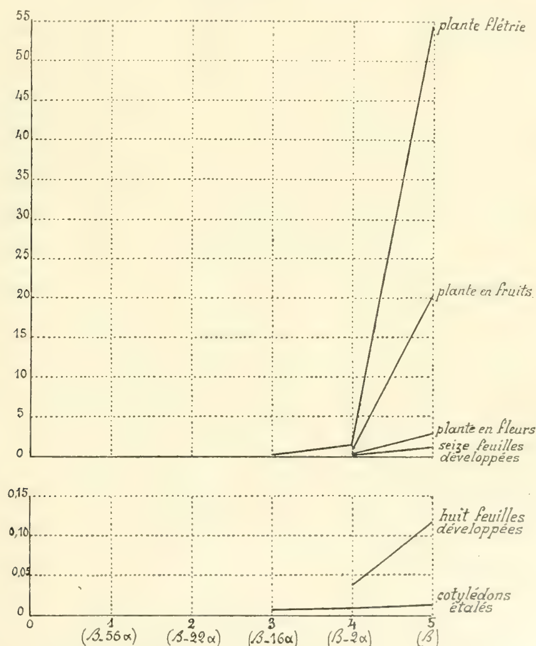


Fig. 10. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez le *Salsola Kali* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

per avant que leurs cotylédons soient complètement étalés ; elles meurent le plus souvent lorsque les cotylédons ont encore

leur extrémité engagée dans le tégument séminal. En 2, le développement des plantules ne dépasse guère ce stade ; généralement les jeunes plantes meurent lorsque les cotylédons sont étalés et avant que le bourgeon terminal ait acquis une longueur de 2 millimètres.

Ce n'est qu'à l'éclairement 3 que le *Salsola* peut atteindre son complet développement ; sous cette intensité lumineuse, les plantes fleurissent et fructifient.

Depuis le moment où les plantes germent jusqu'à celui où elles se flétrissent et meurent, l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. La production de substance sèche au cours du développement du *Salsola* est très faible en 3, elle est plus grande en 4 bien que n'atteignant pas encore une très grande activité ; mais lorsque l'éclairement passe de l'intensité lumineuse 4 à l'intensité 5, la production de substance sèche devient brusquement 35 fois plus grande.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies, au cours du développement du *Salsola*, par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez des individus cultivés aux divers éclairements.

9° *Atriplex crassifolia.*

La détermination de la quantité de substance sèche a été faite, chez l'*Atriplex* cultivé sous les cinq éclairements différents, aux quatre stades suivants de son développement.

1° Plante ayant huit feuilles développées sur la tige principale.

2° Plante ayant douze feuilles développées sur la tige principale.

3° Fin de la floraison.

4° Plante ayant ses fruits mûrs.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau suivant.

Le poids sec moyen d'une graine d'*Atriplex*, déterminé d'après le poids de 100 graines, était 0,007. Ces graines avaient été récoltées, l'année précédente, sur des individus croissant en pleine lumière sur la plage de Saint-Cast (Côtes-du-Nord).

Variation de la quantité de substance sèche chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Dates des récoltes.	STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
24 mai au 15 juin.	Plantes à 8 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	0,011	0,056	**0,068**
		Racines	+	+	0,005	0,006	**0,017**
		Plantes entières.	+	+	0,016	0,062	**0,085**
16 juin au 30 juil.	Plantes à 12 feuilles.	Tiges et feuilles.	+	+	0,023	0,426	**1,039**
		Racines	+	+	0,004	0,032	**0,062**
		Plantes entières.	+	+	0,027	0,458	**1,101**
5 au 11 août.	Fin de la floraison..	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	0,023	4,261	**6,231**
		Racines	+	+	0,007	0,203	**0,232**
		Plantes entières.	+	+	0,030	4,464	**6,463**
17 au 26 sept.	Plantes ayant leurs fruits mûrs.......	Tiges, feuilles et fruits.........	+	+	+	5,634	**7,320**
		Racines	+	+	+	0,369	**0,444**
		Plantes entières.	+	+	+	6,003	**7,764**

Les *Atriplex* cultivés à l'éclairement 1, cessent de se développer et meurent dès que les cotylédons sont débarrassés du tégument séminal. Chez ceux qui croissent à l'éclairement 2, le développement cesse lorsque les deux premières feuilles commencent à s'étaler. A l'éclairement 3, le développement des plantes se poursuit jusqu'à ce que dix ou douze feuilles soient formées, mais la floraison n'a pas lieu; les chiffres qui sont indiqués sur le tableau pour les plantes de l'éclairement 3, au stade de la floraison, correspondent donc à des *Atriplex* pourvus de 10 à 12 feuilles, récoltés au moment où les individus cultivés en 4 et en 5 fleurissent, mais non à des plantes en fleurs. Lorsque les fruits sont mûrs en 4 et en 5, les *Atriplex* cultivés en 3 ont cessé de se développer et sont morts sans avoir produit de fleurs.

Depuis le premier stade étudié (huit feuilles développées jusqu'à la fin du développement, le poids de la substance sèche atteint toujours son maximum à la lumière solaire non atténuée. Quant à l'*augmentation* de la quantité de substance sèche, calculée à chaque stade depuis le stade précédent, elle atteint aussi son maximum à l'éclairement 5 pendant

la plus grande partie du développement ; mais, à la fin de la période végétative, c'est à la lumière atténuée (en 4) qu'elle est la plus forte.

L'*Atriplex* se comporte à peu près comme le *Salsola* vis-à-vis de l'éclairement ; cependant, tandis que ce dernier assimile peu aux éclairements 3 et 4 et n'atteint son développement normal qu'à la lumière solaire non atténuée, l'*Atriplex* croît à peu près aussi bien à l'éclairement 4 qu'à la lumière solaire directe ; mais à l'éclairement 3 la formation de la substance sèche, pendant tout le développement, est extrêmement faible.

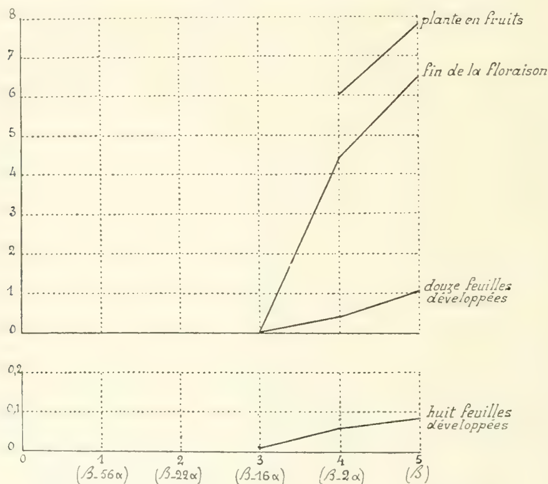


Fig. 11. — Courbes représentant les variations des quantités de substance sèche chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement, à des intensités lumineuses différentes.

Les courbes ci-dessus représentent les variations subies par la quantité de substance sèche constituant la plante entière, chez l'*Atriplex* cultivé aux divers éclairements.

Conclusions.

L'étude de la formation de la substance sèche chez les différentes espèces végétales dont il vient d'être question permet de formuler les conclusions suivantes.

Chez les plantes qui, dans les conditions naturelles, se développent à une forte lumière (1), la quantité de la substance sèche atteint son maximum à un éclairement très intense pendant toute la durée du développement. C'est ainsi que pour la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*, l'optimum lumineux est représenté, pendant toute la durée de la végétation, par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. Le poids sec de la racine aussi bien que celui de l'ensemble des tiges et des feuilles est toujours plus grand chez les individus cultivés à la lumière solaire directe.

Pour toutes les autres plantes étudiées, la quantité de substance sèche atteint son maximum à des éclairements différents suivant le stade du développement que l'on considère. Pour ces espèces, l'optimum lumineux correspond, du moins au début du développement, à un éclairement moins intense que celui de la lumière solaire directe ; dans la suite, il est représenté par des éclairements de plus en plus forts et, à la fin de la période végétative, par la lumière solaire directe ou très faiblement atténuée.

Chez le Blé, cet optimum reste le même depuis la germination jusqu'à la fin de la période végétative ; il correspond à la lumière solaire faiblement atténuée (éclairement 4) ; le poids sec de la plante entière est donc toujours plus grand à cet éclairement qu'à une intensité plus petite ou plus grande ; il en est de même pour le poids sec de l'ensemble de la tige et des feuilles et pour celui de la racine pris isolément. Mais le poids sec de l'épi est plus élevé à la lumière solaire non atténuée.

Chez la Mercuriale, le Radis, le Pois et l'*Amarantus*, le poids sec n'atteint pas son maximum au même éclairement pendant tout le cours du développement ; il y a donc déplacement de l'optimum lumineux depuis la germination de la graine jusqu'à la mort de la plante. L'intensité lumineuse optima passe de 2 à 5 pour le Radis et le Pois, de 4 à 5 pour la Mercuriale et l'*Amarantus*.

(1) Parmi les espèces sur lesquelles ont porté mes expériences, nous avons vu que quatre d'entre elles doivent être classées dans cette catégorie : le *Saponaria*, l'*Amarantus*, le *Salsola* et l'*Atriplex*. Les graines de *Saponaria* ainsi que celles d'*Amarantus* avaient été récoltées sur des plantes qui se développaient depuis de nombreuses années sur un talus sableux très éclairé ; celles de *Salsola* et d'*Atriplex* provenaient d'individus croissant sur le littoral, par conséquent à une lumière très intense.

Pendant la partie du développement pour laquelle l'optimum d'éclairement correspond à une lumière plus faible que la lumière solaire directe pour le poids sec de la plante entière, le poids de la substance sèche constituant l'appareil radiculaire atteint presque toujours son maximum à un éclairement plus intense que celui auquel le poids sec de la plante entière est le plus considérable ; pour le Radis, le Pois, et la Capucine, c'est à la lumière solaire directe que le poids sec de l'appareil radiculaire est le plus élevé pendant tout le développement.

L'intensité lumineuse représentant l'optimum d'éclairement pour le poids sec des fruits correspond toujours aussi à l'éclairement le plus intense, quelle que soit la valeur de l'optimum pour le poids de la substance sèche constituant la plante entière.

Toutes les plantes sur lesquelles ont été effectuées ces déterminations appartiennent à des espèces qui, dans les conditions normales, croissent à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée. Il existe des différences entre les optima lumineux qui, au début du développement, représentent les éclairements auxquels le poids de la substance sèche atteint son maximum ; ces optima correspondent respectivement aux éclairements : 2 pour le Radis et le Pois, 4 pour le Blé, la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*, 5 pour la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*.

A la fin du développement, l'éclairement auquel le poids sec atteint son maximum est le même pour toutes les plantes étudiées, à l'exception du Blé et de la Capucine ; ces espèces seules ont un optimum lumineux, à la fin de leur période végétative, qui est représenté par l'éclairement 4 ; toutes les autres ont un poids sec maximum à l'intensité lumineuse la plus forte, c'est-à-dire à la lumière solaire directe.

Toute cette partie des conclusions concerne les éclairements auxquels le poids sec atteint son maximum à chacun des stades du développement des plantes. Si maintenant nous considérons, à chacun de ces stades, l'éclairement auquel l'*augmentation* de la substance sèche depuis le stade précédent atteint son maximum, nous voyons qu'il ne correspond pas toujours à celui auquel le poids sec est le plus considérable.

La courbe de variation des optima lumineux pour l'*augmentation* du poids de la substance sèche est à peu près la même

que celle qui représente la variation des optima pour le poids sec, si on ne considère que les premiers stades du développement chez toutes les plantes étudiées; mais, pour certaines plantes, ces deux courbes diffèrent l'une de l'autre dans la partie qui correspond à la fin du développement. Chez la Mercuriale et l'*Atriplex*, par exemple, tandis que le poids sec de la plante entière est à son maximum à la lumière solaire directe, au moins pour tous les stades compris entre le début de la floraison et la fin du développement, l'augmentation de ce poids sec entre les deux derniers stades (pendant la maturation des fruits), est plus considérable à la lumière atténuée, en 2 pour la Mercuriale et en 4 pour l'*Atriplex*.

2. — Influence de l'éclairement sur la production de substance fraiche.

La détermination du poids frais des plantes cultivées aux différents éclairements a été faite aux mêmes stades et sur les mêmes individus que la détermination du poids sec.

Les différences existant dans les quantités de substance fraîche constituant les plantes très jeunes, développées sous les divers éclairements, n'ont qu'un faible intérêt et rendent compte d'une manière très inexacte de l'intensité de l'assimilation sous ces éclairements. Dans la plupart des cas, je me contenterai donc de signaler les quantités de substance fraîche constituant les diverses plantules récoltées au début du développement, dans les tableaux, et ne rappellerai pas ces résultats dans les conclusions qui accompagnent chacun de ces tableaux.

1° *Triticum vulgare*.

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais chez les individus cultivés aux différents éclairements.

Au second stade, le poids de la substance fraîche est à peu près le même en 5 et en 2; il est plus grand en 3, qu'en 5 et en 2. L'optimum est alors en 4; la production de substance fraîche est très faible en 1.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DE DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Une seule feuille développée ...	Plantes entières.	0,085	0,082	**0,091**	0,081	0,089
5 feuilles développées	Tiges et feuilles.	0,163	0,709	0,746	**1,238**	0,699
	Racines........	0,018	0,036	0,041	**0,084**	0,027
	Plantes entières.	0,181	0,745	0,787	**1,322**	0,726
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et inflorescences.	+	1,4	3,6	**8**	2,1
	Racines........	+	0,01	0,20	**0,81**	0,2
	Plantes entières.	+	1,41	3,80	**8,81**	2,3
Plantes en fruits.	Tiges et feuilles.	+	1,70 (1)	3,7	**10,3**	7,1
	Epis	+	0,00	0,2	1,1	**1,6**
	Racines........	+	0,01	0,6	**1,8**	1
	Plantes entières.	+	1,71	4,5	**13,2**	9,7
Plantes flétries..	Tiges et feuilles.	+	+	2,4	**6,3**	3,5
	Racines........	+	+	0,04	**1**	0,3
	Plantes entières.	+	+	2,44	**7.3**	3,8

Au troisième stade, tous les individus cultivés en 1 sont morts. L'optimum est encore en 4, et la quantité de substance fraîche constituant les plantes cultivées en 3 est toujours supérieure à celle des individus développés en 5. A ce stade, les plantes cultivées en 2 sont en infériorité marquée sur celles de l'éclairement 5.

Ces résultats se rapportent non seulement aux plantes entières, mais aussi à chacune de leurs parties prise en particulier : ensemble de la tige et des feuilles d'une part, appareil radiculaire d'autre part.

Au quatrième stade, l'optimum est toujours en 4, mais la quantité de substance fraîche est alors beaucoup plus grande chez les plantes de l'éclairement 5 que chez celles de l'éclairement 3. En 2, le développement reste très faible. Ceci est vrai pour la plante entière aussi bien que pour la tige et les feuilles

(1) Sous cet éclairement, le Blé n'a jamais atteint le quatrième stade, il a été récolté en même temps que ceux qui l'avaient atteint aux éclairements plus intenses, de manière qu'on puisse comparer les augmentations du poids frais sous les différentes intensités lumineuses.

d'une part, et la racine d'autre part. Il n'en est pas de même des inflorescences, pour lesquelles la quantité maxima de substance fraîche se trouve chez les plantes cultivées en 5.

Enfin, au cinquième stade, la quantité de substance fraîche atteint encore son maximum à l'éclairement 4.

En résumé, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil végétatif du Blé atteint son maximum à l'intensité lumineuse 3 au début du développement, et à l'intensité 4 pendant tout le reste de la végétation.

L'éclairement 5 retarde considérablement cette production, surtout au début du développement, où une ombre très forte (éclairement 3) semble préférable.

Quant aux optima pour l'augmentation de la substance fraîche se produisant entre chaque stade étudié, ils sont identiques, pour ce qui concerne les premiers stades, aux optima représentant les éclairements auxquels le poids frais est le plus considérable. Au moment de la maturation des fruits, ils présentent une légère différence ; tandis que c'est à l'éclairement 4 que le poids frais est le plus considérable, c'est à l'éclairement 5 que l'augmentation de la substance fraîche a été la plus active depuis le stade précédent.

Pour ce qui concerne l'ensemble des fruits, l'éclairement auquel le poids frais atteint son maximum est représenté par la lumière solaire directe. Cette intensité lumineuse étant la plus forte parmi celles que j'ai employées, je n'ai pu déterminer exactement la position de l'optimum pour la production de la substance fraîche des fruits ; il se peut que cet optimum soit représenté par un éclairement plus intense que celui de la lumière solaire directe.

2° *Mercurialis annua.*

A partir du second stade étudié, la détermination de la quantité de substance fraîche a été faite chez les individus mâles et chez les individus femelles.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus.

Au premier stade étudié (plantes ayant huit feuilles déve-

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES		Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles..		Tiges et feuilles	0,230	0,76	0,88	**1,13**	0,29
		Racines	0,007	0,06	0,19	**0,28**	0,06
		Plantes entières	0,237	0,82	1,07	**1,41**	0,35
Plantes en fleurs.....	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	1,90	4,2	4,6	9,6	**14.5**
		Racines	0,08	0.4	0,7	1.1	**5.0**
		Plantes entières.	1,98	4.6	5.3	10.7	**19.5**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fleurs	1,90	6,1	6,2	13,5	**15.9**
		Racines	0,08	0,6	2,2	2,3	**4.3**
		Plantes entières.	1,98	6,7	8,4	15,8	**20.2**
Plantes en fruits.....	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	2,12	66,0	78,0	85	**101**
		Racines	0,11	2,1	2,4	3	**6**
		Plantes entières.	2,23	68,1	80,4	88	**107**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	2,16	77	98	182	**217**
		Racines	0,08	2	3	14	**16**
		Plantes entières.	2,24	79	101	196	**233**
Fin de la végétation ..	Individus mâles.	Tiges, feuilles, fleurs	2,32	60	68	83	**109**
		Racines	0,11	1	2	3	**6**
		Plantes entières.	2,43	61	70	86	**115**
	Individus femelles.	Tiges, feuilles, fruits	2,56	123	126	187	**200**
		Racines	0,08	2	2	6	**11**
		Plantes entières.	2,64	125	128	193	**211**

loppées), le poids de la substance fraîche atteint son maximum à l'éclairement 4 ; les éclairements 2 et 3 sont plus favorables que l'éclairement 5 ; l'éclairement 1 vient après ce dernier. Ces résultats correspondent, non seulement aux plantes entières considérées dans leur ensemble, mais aussi séparément, aux tiges et feuilles d'une part, et aux racines d'autre part.

Au deuxième stade du développement, l'intensité lumineuse la plus favorable correspond à l'éclairement 5; les poids de substance fraîche sont de plus en plus faibles à mesure que l'on s'éloigne de l'éclairement le plus intense ; ces résultats se rapportent aussi bien aux individus mâles qu'aux individus femelles et concernent également les racines et l'ensemble des tiges et des feuilles.

Sous tous les éclairements, les pieds femelles ont un poids de substance fraîche supérieur à celui des pieds mâles. Les rapports des poids de substance fraîche chez les pieds femelles aux mêmes poids chez les pieds mâles sont indiqués dans le tableau suivant :

STADES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2e stade..........	1	1,44	**1,60**	1,46	1,35
3e stade..........	1	1,16	1,25	**2,22**	2,17
4e stade..........	1,08	2,03	1,82	**2,24**	1,83

On voit que ce rapport peut varier entre 1 et 2,24 ; il paraît être généralement plus grand pour les éclairements forts que pour les éclairements faibles ; il semble également plus grand à la fin de la végétation que pendant le début du développement.

Au troisième et au quatrième stade étudiés, le poids de la substance fraîche atteint toujours son maximum à l'éclairement 5, que l'on considère la plante entière ou bien séparément la racine et l'ensemble de la tige et des feuilles. A mesure que l'on se rapproche des éclairements les plus faibles, le poids frais des plantes diminue.

On voit que les éclairements dont je disposais ne m'ont pas permis de déterminer, aux différents stades du développement, l'éclairement optimum pour le poids de la substance fraîche chez la Mercuriale. Cet optimum correspond à une lumière faiblement atténuée pour le premier stade étudié, mais pour la suite du développement, l'éclairement optimum est égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Quant à l'optimum lumineux pour l'augmentation de la substance fraîche entre chaque stade étudié, il subit des variations analogues à celles de l'éclairement optimum pour l'augmentation de la substance sèche. Représenté par l'intensité lumineuse 4, au début du développement, il correspond plus tard à un éclairement égal ou supérieur à celui de 5, et à l'éclairement 2 à la fin de la période végétative. Cet abaissement de

la courbe des intensités lumineuses optima pour la production de la substance fraîche s'explique de la même manière que celui de la courbe des optima correspondant à la substance sèche.

3° *Raphànus sativus.*

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Raphanus sativus*. au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés....	Plantes entières.	0,184	**0,240**	0,148	0,104	0,052
4 feuilles développées.	Tiges et feuilles.	+	1,66	**1,96**	**1,76**	1,17
	Racines.........	+	0,17	0,60	0,75	**0.87**
	Plantes entières.	+	1,83	**2,56**	**2,51**	2,04
Début de la floraison..	Tiges, feuilles, fleurs...	+	14,0	24,8	**39,6**	14,3
	Racines.........	+	1,0	15,3	18,0	**22,0**
	Plantes entières.	+	15,0	40,1	**57,6**	36,3
Plantes en fleurs....	Tiges, feuilles et fleurs.........	+	37,8	63,9	**110,4**	69,3
	Racines.........	+	2,7	8,7	26,8	**44,9**
	Plantes entières.	+	40,5	72,6	**137,2**	114,2
Fin de la floraison...	Tiges et feuilles.	+	53	58	**73**	68
	Jeunes fruits....	+	0	**30**	28	17
	Racines.........	+	3	11	17	**24**
	Plantes entières.	+	56	99	**118**	109
Fruits mûrs.........	Tiges et feuilles.	+	30,0	49	**51**	44
	Fruits	+	0,8	3	**15**	10
	Racines.........	+	1,0	8	9	**17**
	Plantes entières.	+	31,8	60	**75**	71

détermination de la substance fraîche chez le Radis cultivé aux différents éclairements.

Au premier stade, la quantité de substance fraîche constituant une plantule est plus grande à l'éclairement 2 qu'à l'éclairement 1. Pour les autres intensités lumineuses, cette quantité est d'autant plus faible que les éclairements sont plus intenses. Il existe donc un optimum en 2.

Avant d'arriver au second stade, les plantes ont cessé de se

développer en 1. La quantité de substance fraîche constituant une plante ayant atteint ce second stade est à peu près la même en 3 et 4, elle est moindre en 5, et plus petite encore en 2.

L'optimum est donc ici en 3-4.

Au troisième stade, le poids de la substance fraîche atteint son maximum en 4 ; en 5, le poids de chaque plante fraîche est beaucoup moins élevé ; cette infériorité dans la quantité de substance fraîche est beaucoup plus marquée encore en 3 ; en 2, le poids frais est très faible.

Au moment de la floraison, l'optimum est encore à l'éclairement 4 ; comme au stade précédent, la quantité de substance fraîche constituant chaque plante est moindre en 5 ; elle est plus faible encore en 3 et présente un minimum en 2.

A la fin de la floraison il en est encore de même, mais les différences entre les quantités de substance fraîche constituant les plantes développées sous les trois éclairements les plus intenses sont moins grandes ; l'optimum est encore en 4.

A l'époque où les fruits sont mûrs et où la plante se dessèche, l'optimum est toujours en 4 ; les différences entre les quantités de substance fraîche constituant les plantes cultivées sous les divers éclairements, sont moins grandes encore qu'au stade précédent.

Cette tendance à l'unification de la quantité de substance fraîche, sous les quatre derniers éclairements, est due à des causes identiques à celles qui ont déjà été exposées plus haut, à propos de la Mercuriale.

Tout ce que nous venons de dire sur les variations de l'éclairement sous lequel la quantité de substance fraîche constituant le Radis atteint son maximum, se rapporte à la plante entière.

Il en est à peu près de même si l'on ne considère que la partie aérienne des plantes (tiges et feuilles). La partie souterraine se comporte d'une manière toute différente. A tous les stades du développement, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil souterrain est à son maximum chez les individus cultivés sous l'éclairement le plus intense. L'optimum n'a donc pu être déterminé, on peut seulement dire qu'il est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Quant à la substance fraîche constituant les fruits, elle atteint son maximum en 3-4 au début de la formation de ces organes, et en 4 à la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs.

En résumé, le poids de la substance fraîche constituant la plante entière atteint son maximum à des éclairements différents au cours du développement du Radis ; ces éclairements optima correspondent à des intensités lumineuses variant entre 2 et 4.

Le poids de la substance fraîche constituant les tubercules atteint son maximum, pendant toute la durée du développement, à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe ; l'optimum est représenté par l'éclairement 4 pour la production de la substance fraîche constituant les fruits mûrs. Si, au lieu de considérer, aux divers stades du développement, l'éclairement auquel le poids de la substance fraîche atteint son maximum, on envisage celui auquel l'augmentation du poids frais entre chaque stade a été la plus forte, on voit que tous deux correspondent à la même intensité lumineuse jusqu'au début de la floraison : après ce stade, il y a perte de poids frais chez les plantes cultivées en 4 et en 5, tandis que la substance fraîche continue au contraire à augmenter, chez les individus cultivés en 2 et en 3, jusqu'à la fin de la floraison.

4° *Pisum sativum.*

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais, chez le Pois cultivé sous les cinq éclairements.

Au deuxième stade, le poids frais du Pois atteint son maximum en 3 ; au moment de la floraison, il l'atteint en 4.

A la fin de la période végétative, lorsque les fruits sont mûrs et que la plante commence à se dessécher, l'optimum est représenté par un éclairement égal ou supérieur à celui de l'intensité lumineuse 5.

Les éclairements auxquels les poids de substance fraîche constituant les tiges et feuilles atteignent leur maximum, sont identiques à ceux qui correspondent aux optima lumineux pour

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Pisum sativum*. au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées	Plantes entières...	1,10	**1,16**	1,06	0,85	0.75
6 feuilles développées	Tiges et feuilles...	0.69	2,09	**2.21**	1.87	1.42
	Racines	0,33	0,89	1,14	**1.18**	0.93
	Plantes entières...	1,02	2,98	**3.35**	3,05	2.35
Floraison	Tiges, feuilles et fleurs	2,05	16,3	33,3	**48.8**	41.6
	Racines	0,39(1)	0,5	1,0	1,1	**1.8**
	Plantes entières...	2,44	16,8	34,3	**49,9**	43.4
Fruits mûrs....	Tiges et feuilles...	+	6,2	13,6	27,1	**35.1**
	Racines	+	0,2	0,5	1,0	**4.0**
	Fruits. Péricarpes.	+	1,7	8,3	10,7	**13.3**
	Fruits. Graines ...	+	0,8	7,8	10,7	**15.0**
	Plantes entières...	+	8.9	30,2	49,5	**67.4**

le poids frais de la plante entière, mais il n'en est pas de même de ceux qui représentent les optima pour le poids frais de la racine. Au moment où les plantes ont leur sixième feuille complètement développée, le poids de la substance fraîche constituant l'appareil radiculaire atteint son maximum à l'éclairement 4 ; au moment de la floraison, l'optimum correspond à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de l'éclairement 5, et, à partir de ce stade, la différence entre les poids frais des racines chez les plantes cultivées sous les éclairements 4 et 5 devient de plus en plus grande. A la fin de la végétation, le poids frais de l'appareil radiculaire est quatre fois plus grand en 5 qu'en 4.

Le poids de la substance fraîche constituant les fruits est à son maximum en 5, au moment où ces organes sont complètement mûrs.

(1) Les Pois cultivés à l'éclairement 1 n'ont pas fleuri ; ils commençaient à dépérir au moment où ceux qui se développaient à des lumières plus intenses atteignaient le stade de la floraison. Ils ont cependant été récoltés à ce moment quoiqu'ils n'aient pas atteint le stade, et le poids frais en a été déterminé pour qu'il soit possible de comparer l'augmentation de la quantité de substance fraîche ayant eu lieu sous un faible éclairement, avec celle qui s'est produite pendant le même temps sous les autres éclairements.

En résumé, les éclairements auxquels les poids de substance fraîche constituant les plantes entières atteignent leur maximum ne sont pas les mêmes aux divers stades ; l'optimum lumineux se déplace, au cours du développement du Pois, de l'éclairement 3 vers l'éclairement 5. A la fin du développement, il correspond à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle des rayons solaires directs. Ce qui vient d'être dit pour la plante entière est également vrai pour la partie de la plante correspondant à l'ensemble des tiges et des feuilles. Pour le poids frais de la racine, l'optimum lumineux est toujours plus élevé que celui qui représente l'éclairement le plus favorable pour le poids frais de la plante entière ; il est en 4 quand ce dernier est en 3, en 5 lorsque celui-ci est en 4. A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire totale pour le poids de la substance fraîche constituant la plante entière, aussi bien que pour celui de ses différentes parties : racines d'une part, tiges et feuilles d'autre part. La variation de l'optimum d'éclairement au cours du développement est la même, que l'on considère, aux divers stades, le poids frais lui-même ou bien l'augmentation de ce poids frais produite entre chaque stade.

5° *Tropæolum majus.*

Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus dans la détermination du poids frais, effectuée sur la Capucine cultivée sous les différents éclairements.

Au second stade, le poids de la substance fraîche constituant la Capucine atteint son maximum en 4 ; le poids frais est moindre en 3 et en 2, il est à peu près égal sous ces deux éclairements ; il est plus faible encore en 5 et présente son minimum en 1.

Au troisième stade, l'optimum se maintient en 4 ; le poids frais des plantes est plus faible en 3, il est encore moindre en 5, sa valeur est très réduite en 2 ; enfin, à l'éclairement 1, l'augmentation de poids frais ayant eu lieu depuis le stade précédent est à peine sensible.

Au moment de la floraison, nous retrouvons l'optimum en 4 ;

Variation de la quantité de substance fraîche chez le ***Tropæolum majus.*** **au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.**

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.......	Plantes entières.	**0,910**	0,508	0,511	0,549	0,462
6 feuilles développées.......	Tiges et feuilles.	0,74	1,32	1,18	**2.10**	0,78
	Racines.........	0,31	0,34	0,50	0,51	**0.55**
	Plantes entières.	1,05	1,66	1,68	**2.61**	1,33
Début de la floraison........	Tiges, feuilles, fleurs...	1,94 (1)	25,9	54,2	**96.6**	41,3
	Racines.........	0,05	0,5	1,8	1,7	**2,7**
	Plantes entières.	1,99	26,4	56,0	**98.3**	44,0
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs.........	2,27 (1)	27,7	56,5	**100.4**	57,7
	Racines.........	0,01	0,1	0,6	1,3	**2.1**
	Plantes entières.	2,28	27,8	57,1	**101.7**	59,8
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits.........	6,00 (1)	55,4	156,0	**202.0**	106,4
	Racines.........	0,01	0,3	2,4	2,4	**3.0**
	Plantes entières.	6,01	55,7	158,4	**204.4**	109,4

le poids de la substance fraîche décroît progressivement en 5, 3, 2 et 1.

A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux correspond encore à l'éclairement 4; le poids frais est moindre pour les plantes développées en 3, moindre encore pour celles qui croissent en 5; sa proportion est très faible à l'éclairement 2 et surtout à l'éclairement 1.

Ce qui vient d'être dit pour la plante entière est également vrai pour l'ensemble des tiges et des feuilles.

Pendant tout le développement de la Capucine, la quantité de substance fraîche constituant l'appareil radiculaire est à son maximum à la lumière solaire directe.

En résumé, l'optimum lumineux pour le poids frais de la Capucine a conservé la même valeur pendant tout le cours du développement. Cet optimum a toujours été représenté par

(1) La Capucine n'a jamais atteint ce stade à l'éclairement 1.

l'éclairement 4 pour ce qui concerne le poids frais de la plante entière ou bien celui de l'ensemble des tiges et feuilles. Le poids de la substance fraîche constituant la racine a toujours été à son maximum chez les plantes cultivées à l'éclairement 5 ; à ce point de vue, l'optimum lumineux correspond donc à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe.

Les éclairements auxquels les poids frais des plantes entières atteignent leur maximum, aux divers stades du développement, représentent aussi les optima lumineux pour l'augmentation du poids de la substance fraîche entre ces différents stades.

6° *Saponaria officinalis.*

Les résultats indiqués sur le tableau ci-après montrent qu'au premier stade de son développement, la Saponaire a un poids frais à peu près semblable sous les éclairements 3, 4 et 5.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	0,0130	0,0131	**0,0135**	0,0133	0,0134
Plantes ayant 12 feuilles........	Tiges et feuilles.	+	0,52	0,52	0,97	**2,20**
	Racines.........	+	0,04	0,07	0,18	**0,47**
	Plantes entières.	+	0,56	0,59	1,15	**2,67**
Plantes ayant 22 feuilles........	Tiges et feuilles.	+	+	15,03	15,81	**23,10**
	Racines.........	+	+	4,93	3,91	**11,47**
	Plantes entières.	+	+	19,96	19,72	**34,57**
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs.........	+	+	+	28,29	**9,39**
	Racines.........	+	+	+	14,07	**17.41**
	Plantes entières.	+	+	+	42,36	**6,80**

Lorsque les jeunes plantes ont douze feuilles développées, le poids de la substance fraîche est nettement à son maximum à l'intensité lumineuse la plus forte, c'est-à-dire en 5, à la lumière solaire directe ; l'optimum lumineux correspond donc, à cette période du développement, pour le poids frais des organes

aériens aussi bien que pour celui de la racine, à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire non atténuée. Il en est de même lorsque les plantes ont 22 feuilles développées, mais ensuite la production de substance fraîche devient un peu plus active en 4 qu'en 5 ; toutefois à la fin de la première année de végétation, le poids frais des Saponaires cultivées en 5 est encore plus grand que celui des individus cultivés en 4.

Par conséquent, pendant tout le développement de la Saponaire, l'éclairement auquel le poids de la substance fraîche constituant cette plante atteint son maximum est représenté par la lumière solaire directe. Mais l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche se déplace au cours du développement ; il correspond à la lumière solaire directe pendant les premiers stades, et à la lumière solaire atténuée (éclairement 4) à la fin de la première année de végétation. Les différences qui existent entre les effets produits par l'éclairement 4 et ceux produits par l'éclairement 5 sont très grandes au début du développement, mais deviennent de plus en plus faibles dans la suite ; elles sont presque nulles à la fin de la première année de végétation.

7° *Amarantus retroflexus.*

Les résultats obtenus dans la détermination du poids de la substance fraîche constituant l'*Amarantus* cultivé aux différentes intensités lumineuses sont réunis dans le tableau ci-après.

Lorsque les jeunes plantes sont pourvues de six feuilles bien développées, c'est à l'éclairement 2 que le poids de leur substance fraîche atteint son maximum ; cette supériorité de poids frais à l'intensité lumineuse 2 porte aussi bien sur l'ensemble de la tige et des feuilles que sur la racine.

Au moment où les *Amarantus* commencent à fleurir, le poids de la substance fraîche est considérablement plus élevé chez les individus cultivés à la lumière solaire non atténuée que chez ceux développés à des éclairements plus faibles.

De même, pendant la floraison, la production de la substance fraîche est plus active à l'intensité lumineuse la plus forte ;

Variation de la quantité de substance fraîche chez l'
Amarantus retroflexus.
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	claire-ent 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	»	0,006	0,005	**0,011**	0,008
Plantes à 6 feuilles	Tiges et feuilles.	+	**0,16**	0,12	0,14	0,10
	Racines	+	**0.02**	**0.02**	0,01	0,01
	Plantes entières.	+	**0,18**	0,14	0,15	0,11
Début de la floraison	Tiges, feuilles et fleurs	+	2,90	2,04	2,41	**22,04**
	Racines	+	0,14	0,21	0,37	**2,75**
	Plantes entières.	+	3,04	2,25	2,78	**24,79**
Fin de la floraison.	Tiges, feuilles et fleurs	+	»	5,58	29,00	**66,90**
	Racines	+	»	0,28	3,05	**5,08**
	Plantes entières.	+	»	5,86	32,05	**71,98**
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits	+	0,01	2,47	56,19	**69,40**
	Racines	+	0,05	0,11	2,33	**3.83**
	Plantes entières.	+	1,06	2,58	58,52	**73,23**

mais elle se ralentit bientôt sous cet éclairement et y devient très faible pendant la maturation des fruits, tandis qu'elle est au contraire très intense à l'éclairement 4 pendant cette période. Cependant l'activité constatée, à la fin du développement, dans la production de la substance fraîche chez les plantes cultivées en 4 ne suffit pas à compenser l'infériorité de poids frais que présentaient jusqu'alors ces *Amarantus* sur ceux qui se développaient en 5, et, lorsque les plantes parviennent à la fin de leur période végétative, les individus croissant à la lumière solaire non atténuée ont encore une supériorité de poids frais très marquée sur ceux qui se développent aux éclairements moins intenses.

En résumé, l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche chez l'*Amarantus* varie au cours du développement de cette plante ; il correspond successivement aux éclairements 2, 5, 5 et 4. Quant au maximum de poids frais, il est atteint, au second stade, à l'éclairement 2, aux troisième, quatrième et cinquième stades, en 5.

8° *Salsola Kali.*

Le tableau suivant résume les résultats obtenus dans la détermination de la quantité de substance fraîche constituant, aux divers stades de son développement, le *Salsola* cultivé sous les différents éclairements.

Variation de la quantité de substance fraîche chez le *Salsola Kali.* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.	Plantes entières.	»	»	0,040	**0,045**	0,042
Plantes à 8 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,340	**0,892**
	Racines	+	+	»	0,016	**0,057**
	Plantes entières.	+	+	»	0,356	**0,949**
Plantes à 16 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	»	0,91	**8,99**
	Racines	+	+	»	0,05	**0,41**
	Plantes entières.	+	+	»	0,96	**9,40**
Plantes en fleurs.	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	»	2,82	**18,18**
	Racines	+	+	»	0,10	**0,69**
	Plantes entières.	+	+	»	2,92	**18,87**
Plantes en fruits.	Tiges, feuilles et fruits	+	+	»	6,78	**119,22**
	Racines	+	+	»	0,19	**1,69**
	Plantes entières.	+	+	»	6,97	**120,91**
Fin de la période végétative	Tiges, feuilles et fruits	+	+	0,683	4,17	**94,21**
	Racines	+	+	0,034	0,18	**0,72**
	Plantes entières.	+	+	0,717	4,35	**94,93**

Lorsque les plantes ont huit feuilles développées, c'est à l'éclairement 5 que leur poids frais atteint son maximum, et cette supériorité de poids frais se maintient en 5 pendant tout le reste du développement, aussi bien pour ce qui concerne les racines que pour l'ensemble de la tige et des feuilles

9° *Atriplex crassifolia.*

L'examen du tableau ci-dessous montre qu'au début du développement, le poids frais de l'*Atriplex* atteint son maximum

à l'éclairement 4. Mais si l'on détermine séparément le poids de la substance fraîche constituant, d'une part l'ensemble de la tige et des feuilles, et d'autre part la racine, on voit que le

Variation de la quantité de substance fraîche chez l'*Atriplex crassifolia*, au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	ORGANES	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	0,09	**0,45**	0,35
	Racines	+	+	0,02	0,02	**0,06**
	Plantes entières.	+	+	0,11	**0,47**	0,41
Plantes à 12 feuilles	Tiges et feuilles.	+	+	0,19	3,28	**6,27**
	Racines	+	+	0,02	0,13	**0,23**
	Plantes entières.	+	+	0,21	3,41	**6,50**
Fin de la floraison.	Tiges, feuilles et fleurs	+	+	0,12	23,42	**28,02**
	Racines	+	+	0,02	0,68	**0,71**
	Plantes entières.	+	+	0,14	24,10	**28,73**
Plantes ayant leurs fruits mûrs.	Tiges, feuilles et fruits	+	+	+	14,47	**17,48**
	Racines	+	+	+	1,02	**1,04**
	Plantes entières.	+	+	+	15,49	**18,52**

maximum de poids frais de la partie aérienne est atteint en 4, tandis que le maximum de poids frais de la racine est atteint en 5.

Pendant tout le reste du développement, c'est à l'éclairement 5 que la production de substance fraîche est la plus active, aussi bien pour ce qui concerne les organes aériens que pour ce qui concerne l'appareil radiculaire. Toutefois, à mesure que les plantes vieillissent, les différences de poids frais qui existent entre les *Atriplex* cultivés en 4 et ceux qui se développent en 5, deviennent de plus en plus faibles, et sont très peu marquées à la fin de la période végétative.

Conclusions.

L'étude de la variation de la quantité de substance fraîche au cours du développement, chez diverses espèces végétales cultivées sous cinq éclairements différents, m'a conduit aux résultats suivants:

L'optimum lumineux pour le poids frais des plantes entières reste invariable, pendant tout le développement, chez le Blé, la Capucine, la Saponaire et le *Salsola*; les deux premières espèces ont leur maximum de poids frais à l'éclairement 4 et les deux dernières l'ont en 5, depuis le début du développement jusqu'à l'époque à laquelle les fruits sont mûrs.

L'optimum lumineux pour le poids frais se déplace au contraire au cours du développement pour toutes les autres espèces étudiées. L'éclairement auquel le poids frais a été le plus considérable a varié de 3 à 5 pour le Pois, de 2 à 4 pour le Radis, de 4 à 5 pour la Mercuriale, l'*Amarantus* et l'*Atriplex*. Ces conclusions concernent les plantes entières; elles sont également vraies pour l'ensemble des tiges et des feuilles considéré en particulier; mais l'optimum pour le poids frais des racines ou pour celui des fruits est généralement plus élevé que celui qui correspond au poids frais des tiges et des feuilles; ce fait a été constaté d'une manière particulièrement nette chez le Blé, pour ce qui concerne les fruits, et chez les Radis, le Pois, la Capucine et l'*Atriplex* pour ce qui concerne l'appareil radiculaire.

Le poids frais des pieds femelles de Mercuriale s'est montré supérieur à celui des pieds mâles sous tous les éclairements; les différences de poids entre les plantes des deux sexes sont plus marquées lorsque le développement a lieu à un éclairement plus intense; elles sont aussi d'autant plus nettes que les plantes sont plus âgées.

Au début du développement, le poids frais des jeunes plantes atteint son maximum en 2 pour le Radis, en 3 pour le Pois, en 4 pour le Blé, la Mercuriale, la Capucine, l'*Amarantus* et l'*Atriplex*, en 5 pour la Saponaire et le *Salsola*. A la fin du développement, le Blé, le Radis et la Capucine sont les seules espèces pour lesquelles le maximum de poids frais soit atteint à la lumière solaire atténuée (en 4), pour toutes les autres espèces, c'est à la lumière solaire directe que le poids frais est le plus considérable.

On voit que les résultats obtenus dans la détermination des optima lumineux pour le poids frais des différentes plantes étudiées ne sont pas les mêmes que ceux auxquels ont abouti

les déterminations d'optima pour le poids sec des mêmes espèces. Ces différences sont dues à la variation de la teneur en eau des tissus, suivant l'éclairement.

Nous avons vu que, pour la plupart des plantes étudiées, le poids de la substance sèche atteint son maximum, à la fin du développement, chez les individus cultivés à l'éclairement le plus intense ; les plantes développées aux différentes lumières atténuées ont un poids sec d'autant plus faible que ces lumières sont moins intenses. Nous verrons plus loin que la teneur en eau varie, suivant l'éclairement, d'une manière absolument opposée à celle du poids sec ; or il arrive souvent que l'augmentation de la teneur en eau, qui a lieu à mesure que l'éclairement diminue, compense et même surpasse la diminution éprouvée par le poids sec ; il en résulte que la variation du poids frais des plantes, suivant l'éclairement auquel elles sont soumises, ne correspond pas à celle de leur poids sec.

Si maintenant, au lieu de considérer les éclairements auxquels le poids frais des neuf plantes dont il vient d'être question s'est montré le plus considérable aux divers stades étudiés, on cherche quelles ont été les intensités lumineuses auxquelles l'*augmentation* du poids frais a été la plus grande, à ces divers stades, et pour chacune des neuf plantes considérées, on arrive aux résultats suivants :

L'éclairement le plus favorable à l'augmentation du poids frais varie, au cours du développement, pour toutes les plantes, excepté pour le *Salsola* dont l'augmentation de poids frais est toujours plus forte à l'éclairement le plus intense, et pour la Capucine dont l'augmentation de la substance fraîche est toujours plus considérable à l'éclairement 4.

Chez le Pois, le Blé et l'*Atriplex*, l'éclairement le plus favorable à l'augmentation du poids frais varie, au cours du développement : il est successivement représenté par des lumières dont l'intensité croît à mesure que les plantes vieillissent; cet éclairement optimum passe ainsi, pour l'*Atriplex* et le Blé, de 4 à 5 et pour le Pois, de 3 à 5.

Chez le Radis, la Mercuriale et l'*Amarantus*, le maximum d'augmentation du poids frais a lieu, jusqu'à l'époque de la maturation des fruits, à des éclairements d'autant plus intenses

que le développement est plus avancé ; puis au moment où les fruits mûrissent, et jusqu'à la fin de la période végétative, l'éclairement optimum pour l'augmentation du poids frais correspond à un éclairement moins intense que celui qui se trouvait être le plus favorable au moment de la floraison. Cet abaissement de la courbe de l'optimum, à la fin de la période végétative, peut s'expliquer de la façon suivante :

Les résultats exposés dans ce travail, ainsi que ceux obtenus jusqu'ici par de nombreux auteurs, montrent que lorsqu'on cultive des végétaux supérieurs à des éclairements faibles, l'appareil floral se développe mal ; il est d'autant plus réduit que le développement a lieu à une intensité lumineuse plus faible. D'autre part, lorsque la lumière n'est pas trop atténuée, les matériaux qui restent libres par suite de la production faible ou nulle d'organes reproducteurs sont dépensés pour la formation de pousses et de feuilles nouvelles ; la surface assimilatrice des plantes devient, de ce fait, plus grande dans les individus sans fleurs que dans les plantes à fleurs. Il en résulte que, sous les éclairements forts, pendant la période de maturation des fruits, l'assimilation se ralentit dans les feuilles qui vieillissent, au contraire à la lumière atténuée l'assimilation devient plus active par suite de la formation de nouveaux organes dont l'énergie assimilatrice est très grande. On comprend donc que chez certaines plantes, telles que l'*Amarantus*, par exemple, l'augmentation du poids frais soit plus grande à l'éclairement 5, au moment de la floraison, tandis qu'un peu plus tard, au moment de la maturation des fruits, l'accroissement en substance fraîche est beaucoup plus rapide chez les individus cultivés à une intensité lumineuse plus faible (en 4).

Chez la Saponaire, depuis le début du développement jusqu'à l'époque de la floraison, l'augmentation du poids frais est toujours plus forte à l'éclairement le plus intense ; puis, à partir de ce stade, on constate le même phénomène qui vient d'être indiqué pour le Radis, la Mercuriale et l'*Amarantus* : c'est à la lumière solaire atténuée que l'augmentation du poids frais est la plus active.

3. — Influence de l'éclairement sur la teneur en eau des plantes.

J'ai réuni, dans les tableaux suivants, les teneurs en substance sèche et en eau chez les plantes sur lesquelles ont porté mes expériences. Les nombres qui figurent dans ces tableaux ont été obtenus par le calcul, d'après les résultats exposés dans les deux chapitres précédents, et sont rapportés à cent grammes de substance fraîche.

1° *Triticum vulgare.*

Au moment où les plantes sont encore très jeunes, la teneur

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Triticum vulgare* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

Stades du développement	Teneur en substance sèche de 100gr de substance fraiche.					Teneur en eau de 100gr de substance fraiche				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Une seule feuille développée.										
Plantes entières	24	**25,5**	20	23	19	76	74,5	80	77	**81**
5 feuilles développées.										
Tiges et feuilles	9	11,7	10,8	12	**14,7**	**91**	88,3	89,2	88	85,3
Racines	27	22,8	26	24	**37,6**	73	**77,2**	74	76	62,4
Plantes entières	11	12	11,6	13	**15,6**	**89**	88	88,4	87	84,4
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, épis	+	14	17,5	17,6	**24**	+	**86**	82,5	82,4	76
Racines	+	41	36,8	24	**46**	+	59	63,2	**76**	54
Plantes entières	+	14,6	18,5	18	**26**	+	**85,4**	81,5	82	74
Plantes en fruits.										
Tiges et feuilles	+	22,6 (1)	**31,7**	**31**	29	+	**77,4** (1)	68,3	69	71
Épis	+	+	27,6	29	**30,5**	+	+	**72,4**	71	69,5
Racines	+	33	45,8	55	**56,6**	+	**67**	54,2	45	43,4
Plantes entières	+	22,7	33	**34**	32	+	**77,3**	67	66	68
Plantes flétries.										
Tiges et feuilles	+	+	27	**48**	35,5	+	+	**73**	52	64,5
Racines	+	+	53,8	**73**	49,6	+	+	46,2	27	**50,4**
Plantes entières	+	+	27	**51**	36,5	+	+	**73**	49	63,5

(1) Le Blé sous cet éclairement n'a jamais atteint le quatrième stade.

en eau paraît présenter son minimum à un éclairement très faible (en 2), le maximum correspondant alors à la lumière solaire directe. Dans la suite du développement et jusqu'à l'époque de la floraison, les plantes sont d'autant plus riches en eau qu'elles se développent à un éclairement moins intense. Le minimum d'hydratation correspond à la lumière solaire directe aussi bien pour la partie aérienne des plantes que pour leur partie souterraine.

A l'époque de la maturation des fruits, le minimum d'hydratation est en 3-4 pour l'ensemble de la tige et des feuilles; il est en 5 pour les fruits et pour la racine.

A la fin de la période végétative, lorsque les plantes se dessèchent, on voit que le minimum d'hydratation est encore en 4 ; la dessiccation des feuilles, des tiges, et surtout des racines, est donc beaucoup plus rapide à l'éclairement 4 qu'à une lumière plus atténuée, et qu'à une lumière plus intense.

L'étude du tableau indiquant la teneur en eau du Blé, montre qu'à partir du moment où les plantules germent, elles s'enrichissent peu à peu en eau ; la teneur en eau augmente jusqu'à un certain stade (cinq feuilles développées), à partir duquel elle diminue progressivement jusqu'à la fin de la période végétative. Cette variation dans la richesse en eau des tissus du Blé a lieu sous tous les éclairements étudiés : elle porte aussi bien sur la partie aérienne des plantes que sur leur partie souterraine.

L'appareil radiculaire du Blé est toujours moins riche en eau que les parties vertes.

2° *Mercurialis annua.*

D'une manière à peu près générale, pendant tout le développement du *Mercurialis annua*, la teneur en eau des plantes est plus grande chez les individus croissant à un éclairement peu intense.

La Mercuriale n'a été étudiée au point de vue de sa teneur en eau qu'à partir du moment où les plantes avaient déjà huit feuilles développées. On voit que, pour cette espèce, la

teneur en eau diminue à partir du premier stade étudié jusqu'à la fin de la période végétative.

La différence dans la teneur en eau chez les pieds mâles et chez les pieds femelles est assez faible, et peu constante aux divers éclairements étudiés.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Mercurialis annua* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SECHE DE 100gr DE SUBST. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles	9	10,7	11	12	**18**	**91**	89,3	89	88	82
Racines	**42,8**	12	9,6	7,8	19,8	57,2	88	90,4	**92,2**	80,2
Plantes entières	10	10,8	10,6	11	**18**	**90**	89,2	89,3	89	82
Plantes en fleurs.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs	**14**	12	13	**14**	12	86	**88**	87	86	**88**
mâles. Racines	**22**	14	12	14	7,5	78	86	88	86	**92,5**
mâles. Plantes entières	**14,7**	12	13	**14**	11	85,3	88	87	86	**89**
femel. Tiges, feuilles, fleurs	12,6	12	**13**	12	11	87,4	88	87	88	**89**
femel. Racines	**26,7**	13	9	10	7,5	73,3	87	91	90	**92,5**
femel. Plantes entières	**13**	12,5	12	12	10	87	87,5	88	88	**90**
Époque de la fructification.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs	13	13	15	12	**16**	87	87	85	**88**	84
mâles. Racines	**39**	27	25,8	20	25,7	61	73	74,2	**80**	74,3
mâles. Plantes entières	15	13,6	15,7	12,7	**16,7**	85	86,4	84,3	**87,3**	83,3
femel. Tiges, feuilles, fruits	12	14	16	18	**19**	**88**	86	84	82	81
femel. Racines	**32**	23	29,8	21	24	68	77	70,2	**79**	76
femel. Plantes entières	13	14,5	16,7	18,5	**19,7**	**87**	85,5	83,3	81,5	80,3
Fin de la végétation.										
mâles. Tiges, feuilles, fleurs	12	15	17	14,8	**21,5**	**88**	85	83	85,2	78,5
mâles. Racines	**38**	31	32	28	24,7	62	69	68	72	**75,3**
mâles. Plantes entières	13,6	15,4	17,6	15	**21,7**	**86,4**	84,6	82,4	85	78,3
femel. Tiges, feuilles, fruits	14	17	17	19,5	**21**	**86**	83	83	80,5	79
femel. Racines	36	34	**38**	33	32	64	66	62	67	**68**
femel. Plantes entières	15	17,6	17,7	20	**22**	**85**	82,4	82,3	80	78

Au début du développement de la Mercuriale, l'appareil radiculaire est plus hydraté que l'appareil aérien dans les éclai-

rements intenses, tandis que le contraire a lieu dans les éclairements faibles.

A partir de la fin de la floraison, l'appareil radiculaire est moins riche en eau que les parties vertes, chez les plantes cultivées sous tous les éclairements, et la différence d'hydratation entre ces deux régions de la plante est d'autant plus grande que l'éclairement est moins intense.

3° *Raphanus sativus*.

La teneur en eau augmente progressivement, chez le Radis, à mesure que l'éclairement diminue.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Raphanus sativus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBST. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	5,6	6,4	9,8	11,4	**18,7**	**94,4**	93,6	90,2	88,6	81,3
4 feuilles développées.										
Tiges et feuilles... ...	6,6	8	10,2	12	**13,2**	**93,4**	92	89,8	88	86,8
Racines...............	4,8	**8,4**	6,7	7,6	7,4	**95,2**	91,6	93,3	92,4	92,6
Plantes entières.......	6	8	9,1	**10,6**	**10,7**	**94**	92	90,9	89,4	89,3
Début de la floraison.										
Tiges et feuilles.......	+	7	8	10,2	**13**	+	**93**	92	89,8	87
Racines...............	+	**10,4**	4,8	6,3	5,8	+	89,6	**95,2**	93,7	94,2
Plantes entières.......	+	7,3	6,8	**9**	**8,7**	+	**92,7**	**93,2**	91	91,3
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, fleurs...	+	10,5	7,5	10,4	**12,1**	+	89,5	**92,5**	89 ,	87,9
Racines...............	+	**9,7**	8	7,4	8	+	90,3	**92**	**92** ,	**92**
Plantes entières.......	+	10,4	7,6	9,8	**15,3**	+	89,6	**92**	90 ,	84,7
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs et jeunes fruits........	+	11	**13**	11,2	**13,8**	+	**89**	87	**88,8**	86,2
Racines...............	+	**11**	9,6	13,8	9,4	+	89	**90,4**	86,2	**90,6**
Plantes entières.......	+	11	**12**	11,6	**12,8**	+	**89**	88	**88,4**	87,2
Fruits mûrs.										
Tiges et feuilles.......	+	9,5	18,3	20,6	**23,2**	+	**90,5**	81,7	79,4	[illegible]
Fruits	+	9,6	**25,1**	22,8	21,5	+	**90,4**	74,9	77,2	78,5
Racines...............	+	**13,8**	8,4	9	11,7	+	86,2	**91,6**	**91**	88,3
Plantes entières.......	+	9,7	17,5	**18,8**	17,7	+	**90,3**	82,5	81,2	82,3

Au cours du développement sous les différents éclairements, la richesse en eau des tissus augmente jusqu'au début de la floraison et diminue ensuite.

Pendant tout le développement, la partie souterraine est plus riche en eau que la partie aérienne, sous les différents éclairements.

4° *Pisum sativum.*

La teneur en eau est d'autant plus grande, chez le Pois, que l'éclairement auquel les plantes se développent est moins intense.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Pisum sativum* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.										
Plantes entières...	10	12	12,6	**14.4**	**14.8**	**90**	88	87,4	85,6	85,2
6 feuilles développées.										
Tiges et feuilles...	6,3	8,7	10,7	12,2	**14**	**93.7**	91,3	89,3	87,8	86
Racines..........	5,6	6,9	8,8	8,4	**11,5**	**94.4**	93,1	91,2	91,6	88,5
Plantes entières...	6	8,1	10	10,7	**13**	**94**	91,9	90	89,3	87
Floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs	11,2 (1)	10,6	**14,8**	11,6	13,8	88,8 (1)	**89,4**	85,2	88,4	86,2
Racines..........	5	19,3	**29,7**	21	28,2	**95**	80,7	70,3	79	71,8
Plantes entières...	10,3	11	**15.2**	11,8	14,4	**89.7**	**89**	84,8	88,2	85,6
Fruits mûrs.										
Tiges et feuilles...	+	16,6	20,1	**32,1**	23,6	+	**83,4**	79,9	67,9	76,4
Racines..........	+	**52.3**	35,2	36,6	32,1	+	47,7	64,8	63,4	**67.9**
Fruits. Péricarpes.	+	9	8	11,1	**12,3**	+	91	92	88,9	87,7
Fruits. Graines...	+	21,4	**31,5**	30,8	30,4	+	**78,6**	**62,5**	69,2	69,6
Plantes entières...	+	16,5	20	**27.4**	23,4	+	**83.5**	80	72.6	76.6

A partir du moment où les plantes germent jusqu'à celui où la sixième feuille est développée, la richesse en eau des tissus

(1) Les Pois récoltés à cet éclairement n'ont pas atteint le troisième stade.

augmente sous les différents éclairements ; elle diminue ensuite progressivement jusqu'à la fin de la période végétative.

Au début du développement, la partie souterraine du Pois est plus hydratée que la partie aérienne ; à partir du stade de la floraison, le contraire a lieu, les parties vertes sont plus riches en eau que les racines.

5° *Tropæolum majus.*

Pendant tout le développement de la Capucine, la teneur en eau des tissus est d'autant plus grande que l'éclairement auquel croissent les plantes est moins intense.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Tropæolum majus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
2 feuilles développées.										
Plantes entières...	9	12,6	14,6	15,8	**17,3**	**91**	87,4	85,4	84,2	82,7
6 feuilles développées.										
Tiges et feuilles...	5,2	7,5	11,4	11	**14,5**	**94,8**	92,5	88,6	89	85,5
Racines..........	**12,2**	7,3	7,9	10	**12,3**	87,8	**92,7**	**92,1**	90	87,7
Plantes entières...	7,3	7,4	10,4	10,8	**13,5**	**92,7**	**92,6**	89,6	89,2	86,5
Début de la floraison.										
Tiges, feuilles, fleurs	7,2 (1)	9,5	12,7	12,1	**15,9**	**92,8** (1)	90,5	87,3	87,9	84,1
Racines..........	17,3	13,2	17,5	**19,3**	16,1	82,7	**86,8**	82,5	80,7	83,9
Plantes entières...	7,5	9,5	12,9	12,2	**15,9**	**92,5**	90,5	87,1	87,8	84,1
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles, fleurs	7,3 (1)	8,4	11,8	9,9	**16,6**	**92,7** (1)	91,6	88,2	90,1	83,4
Racines..........	15,3	23,1	**26,1**	21,2	25,2	**84,7**	76,9	73,9	78,8	74,8
Plantes entières...	7,4	8,5	12	10	**16,9**	**92,6**	91,5	88	90	83,1
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles, fruits	7,5 (1)	8,4	16,6	18	**32,7**	**92,5** (1)	91,6	83,4	82	67,3
Racines..........	15,3	23,1	31,1	32,8	**68,4**	**84,7**	76,9	68,9	67,2	31,6
Plantes entières...	7,6	8,5	16,9	18,1	**33,7**	**92,4**	91,5	83,1	81,9	66,3

(1) La Capucine récoltée sous cet éclairement n'avait pas atteint ce stade.

Sous les éclairements les plus intenses, 3, 4 et 5, les plantes ont une teneur en eau qui augmente progressivement jusqu'à un stade voisin du début de la floraison, puis diminue peu à peu jusqu'à la fin de la période de végétation. Dans les éclairements faibles (1 et 2), la teneur en eau augmente au début du développement, puis se maintient à peu près constante jusqu'à ce que les plantes cessent de se développer et meurent.

Pendant les premières phases du développement, la richesse en eau des racines est plus grande que celle des tiges, surtout chez les plantes cultivées à de fortes intensités lumineuses. A partir du moment où les plantes commencent à fleurir, on constate au contraire une infériorité de teneur en eau dans l'appareil radiculaire ; à la fin de la période de végétation, la différence entre la proportion d'eau contenue dans les racines et celle qui se trouve dans les parties vertes est d'autant plus grande que les plantes ont poussé à un éclairement plus intense.

6° *Saponaria officinalis*.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le *Saponaria officinalis* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	11,5	11,5	14,8	15,1	**16,4**	**88,5**	**88,5**	85,2	84,9	83,6
Plantes ayant 12 feuilles.										
Tiges et feuilles........	+	11,2	13,1	13,2	**16,6**	+	**88,8**	86,9	86,8	83,4
Racines...............	+	12,5	13,1	15,4	**19,8**	+	**87,5**	86,9	84,6	80,2
Plantes entières.......	+	11,3	13,1	13,6	**17,1**	+	**88,7**	86,9	86,4	82,9
Plantes ayant 22 feuilles.										
Tiges et feuilles........	+	+	13,2	14,8	**15,2**	+	+	**86,8**	85,2	84,8
Racines...............	+	+	16,7	19,6	**20,7**	+	+	**83,3**	80,4	79,3
Plantes entières.......	+	+	14,1	15,8	**16,9**	+	+	**85,9**	84,2	83,1
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	+	15,2	**26,9**	+	+	+	**84,8**	73,1
Racines...............	+	+	+	26,2	**31,7**	+	+	+	**73,8**	68,3
Plantes entières.......	+	+	+	18,9	**28,4**	+	+	+	**81,1**	71,6

Pendant tout le développement de la Saponaire, la teneur en eau des plantes est d'autant plus grande que l'éclairement auquel ces plantes sont cultivées est moins intense.

La teneur en eau augmente depuis le début du développement jusqu'à ce que les plantes aient de douze à vingt-deux feuilles, elle diminue ensuite jusqu'à ce que les organes aériens cessent de se développer et meurent. Elle est toujours moins grande pour la racine que pour l'ensemble de la tige et des feuilles, et la différence entre la teneur en eau de l'appareil souterrain et celle de la partie aérienne est généralement plus grande chez les plantes qui se développent à un éclairement intense.

7° *Amarantus retroflexus*.

Pendant tout son développement, l'*Amarantus* est constitué

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez l'*Amarantus retroflexus* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SECHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières	»	16,1	18,5	20,4	**21,9**	»	**83,9**	81,5	79,6	78,1
Plantes ayant 6 feuilles.										
Tiges et feuilles	+	15,1	18,1	21,3	**24,3**	+	**84,9**	81,9	78,7	75,7
Racines	+	13,4	14,2	19,5	**21,1**	+	**86,6**	85,8	80,5	78,9
Plantes entières	+	14,9	17,4	21,1	**23,9**	+	**85,1**	82,6	78,9	76,1
Début de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs	+	12,4	19,1	22,1	**24.5**	+	**87,6**	80,9	77,9	75,5
Racines	+	21,4	21,4	21,9	**22.5**	+	**78.6**	**78.6**	78,1	77,5
Plantes entières	+	12,8	19,3	22,1	**24.4**	+	**87.2**	80,7	77,9	75,6
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs	+	»	15,3	**18,8**	**18,8**	+	»	**84,7**	81,2	81,2
Racines	+	»	20,7	**24,1**	**24,9**	+	»	**79,3**	75,9	75,1
Plantes entières	+	»	15,5	**19,3**	**19,3**	+	»	**84,5**	80,7	80,7
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits	+	23,3	26,3	28,2	**38.8**	+	76.7	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Racines	+	21,1	31,2	28,5	**32,3**	+	78.9	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Plantes entières	+	23,2	26,4	28,3	**38,4**	+	76.8	[illegible]	[illegible]	[illegible]

par des tissus qui sont d'autant plus riches en eau que l'éclairement auquel a lieu le développement est moins intense. Sous les éclairements 3, 4 et 5, à partir du stade qui correspond à l'étalement des cotylédons jusqu'au stade de la floraison, la teneur en eau des plantes diminue progressivement ; elle augmente pendant la floraison et diminue ensuite jusqu'à la mort des plantes. Sous l'éclairement 2, la teneur en eau de l'*Amarantus* augmente jusqu'à la fin de la floraison et diminue ensuite jusqu'à ce que tout développement ait cessé.

Au début de la période végétative, l'appareil radiculaire de l'*Amarantus* est plus hydraté que l'appareil aérien, sous tous les éclairements. Il en est ainsi jusqu'au début de la floraison, sous les éclairements 4 et 5. Sous les intensités lumineuses 2 et 3, l'ensemble des organes aériens devient plus riche en eau que la racine avant que la floraison ait commencé, et conserve cette plus grande hydratation jusqu'à la fin du développement. En 4 et en 5, à la fin de la période de floraison, la racine est moins hydratée que l'appareil aérien ; il en est ainsi jusqu'à la mort des plantes sous l'éclairement 4, mais en 5 l'appareil aérien subit une dessiccation intense pendant la maturation des fruits, et à la fin de cette période sa teneur en eau est plus faible que celle de la racine.

8° Salsola Kali.

La teneur en eau du *Salsola* est d'autant plus grande que le développement a lieu à un éclairement moins intense. Sous toutes les intensités lumineuses, cette teneur augmente depuis la germination jusqu'au stade de la floraison, puis diminue ensuite jusqu'à la fin du développement.

Pendant toute la durée de la période végétative, la racine est moins riche en eau que l'appareil aérien, quel que soit l'éclairement auquel les plantes se développent.

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez le
Salsola Kali
au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Cotylédons étalés.										
Plantes entières.......	»	»	20	22,2	**28,6**	»	»	**80**	77,8	71,4
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	»	10,3	**11,4**	+	+	»	**89,7**	88,6
Racines	+	+	»	25,0	**26,3**	+	+	»	**75,0**	73,7
Plantes entières.......	+	+	»	10,9	**12,3**	+	+	»	**89,1**	87,7
Plantes à 16 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	»	12,1	12,1	+	+	»	87,9	87,9
Racines	+	+	»	19,6	**20,9**	+	+	»	**80,4**	79,1
Plantes entières.......	+	+	»	12,5	12,5	+	+	»	87,5	87,5
Plantes en fleurs.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	»	10,1	**10,8**	+	+	»	**89,9**	89,2
Racines	+	+	»	16,7	**19,4**	+	+	»	**83,3**	80,6
Plantes entières.......	+	+	»	10,3	**11,1**	+	+	»	**89,7**	88,9
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	»	14,7	**16,7**	+	+	»	**85,3**	83,3
Racines	+	+	»	19,7	**27,4**	+	+	»	**80.3**	72,6
Plantes entières.......	+	+	»	15,1	**16,8**	+	+	»	**84,9**	83,2
Fin de la période végétative.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	25,3	3 ,2	**57,6**	+	+	**74,7**	65,8	42,4
Racines	+	+	35,3	4, 8	**68,5**	+	+	**64,7**	52,2	31,5
Plantes entières.......	+	+	25,8	3, 7	**57,7**	+	+	**74,2**	65,3	42,3

9° *Atriplex crassifolia.*

La teneur en eau de l'*Atriplex* est d'autant plus grande que le développement a lieu à un éclairement moins intense. Sous l'intensité lumineuse la plus forte, elle augmente jusqu'au moment où la floraison se produit, et diminue ensuite jusqu'à ce que les plantes meurent.

L'appareil radiculaire est moins hydraté que l'appareil aérien pendant tout le développement et quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle les plantes sont cultivées ; cette différence

Variation de la teneur en substance sèche et en eau chez l'*Atriplex crassifolia* au cours de son développement à des intensités lumineuses différentes.

STADES DU DÉVELOPPEMENT	TENEUR EN SUBSTANCE SÈCHE DE 100gr DE SUBS. FRAICHE.					TENEUR EN EAU DE 100gr DE SUBSTANCE FRAICHE.				
	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Plantes à 8 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	12,3	12,4	**19,2**	+	+	**87,7**	**87,6**	80,8
Racines...............	+	+	23.8	28.6	**29,3**	+	+	**76,2**	71,4	70,7
Plantes entières.......	+	+	12,5	13,1	**20.6**	+	+	**87,5**	86,9	79,4
Plantes à 12 feuilles.										
Tiges et feuilles.......	+	+	11.9	12,9	**16 6**	+	+	**88.1**	87,1	83,4
Racines...............	+	+	22,2	24,2	**26.6**	+	+	**77.8**	75,8	73,4
Plantes entières.......	+	+	12.8	13.4	**16.9**	+	+	**87.2**	86,6	83,1
Fin de la floraison.										
Tiges, feuilles et fleurs.	+	+	18,3	18,2	**22,2**	+	+	**81,7**	**81,8**	77,8
Racines.....	+	+	26.9	29,7	**32.5**	+	+	**73,1**	70,3	67,5
Plantes entières.......	+	+	19,7	18,5	**22.5**	+	+	80,3	**81.5**	77,5
Plantes en fruits.										
Tiges, feuilles et fruits.	+	+	+	38,9	**41.9**	+	+	+	**61.1**	58,1
Racines...............	+	+	+	35.9	**42,7**	+	+	+	**64.1**	57,3
Plantes entières.......	+	+	+	38,7	**41.9**	+	+	+	**61,3**	58,1

d'hydration entre la racine et l'appareil aérien devient toutefois très faible à la fin du développement, et on constate même qu'à l'éclairement 4 c'est la racine qui est plus hydratée que l'ensemble de la tige, des feuilles et des fruits, quand l'*Atriplex* cesse de se développer et meurt.

Conclusions.

En résumé, on voit que, d'une manière générale, les végétaux ont une teneur en eau d'autant plus grande qu'ils se développent à un éclairement moins intense.

Quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle croissent les plantes étudiées, la teneur en eau des tissus augmente depuis le début du développement jusqu'à un stade voisin de celui de la floraison, puis cette teneur diminue progressivement jusqu'à la fin de la période végétative.

Chez les plantes habituées à vivre normalement à de fortes intensités lumineuses (Saponaire, *Salsola*, *Atriplex*), la teneur en eau de la racine est moins grande que celle de l'ensemble des organes aériens pendant toute la durée de la végétation, et quel que soit l'éclairement auquel a lieu le développement. Il en est de même pour le Blé.

Chez le Radis, dont la partie souterraine est tuberculeuse, on observe un phénomène absolument contraire : pendant toute la durée du développement, et quel que soit l'éclairement auquel les plantes sont soumises, l'appareil souterrain est plus riche en eau que l'appareil aérien.

Chez toutes les autres plantes étudiées, les racines sont plus riches en eau que les organes aériens au début du développement, tandis qu'au contraire ceux-ci sont plus hydratés que les racines à partir d'un stade plus ou moins avancé suivant les plantes et jusqu'à la fin du développement.

4. — Influence de l'intensité de l'éclairement sur le développement général, la croissance, et la forme des plantes.

1° *Triticum vulgare*.

Germination. — L'influence d'éclairements d'intensités différentes sur le début du développement du Blé a été étudiée à l'aide des appareils décrits dans les premières pages de ce Mémoire (pages 102 à 106) et représentés par la figure 1.

Les graines ont été semées le même jour et à la même heure, à l'obscurité et sous les cinq éclairements. La germination a commencé dès le lendemain et s'est produite en même temps dans tous les lots.

Le troisième jour, la radicule atteint une longueur de 2 millimètres environ sous tous les éclairements.

Le quatrième jour, la gemmule commence à se dégager de la graine d'une manière à peu près égale dans les différents lots. Ce n'est que le cinquième jour que l'on observe une différence notable dans son développement suivant l'intensité lumineuse à laquelle la germination a lieu. La gemmule présente sa

longueur maxima à l'obscurité ; dans les autres lots, elle est d'autant plus petite que les plantules se sont développées à un éclairement plus intense. La longueur de la jeune racine est à son maximum à l'éclairement 1 ; cet organe est moins développé dans les plantules croissant à l'obscurité ; en allant de l'éclairement 1 à l'éclairement 5 sa longueur diminue progressivement.

Le sixième jour, on peut déjà constater des différences dans la coloration des parties aériennes des jeunes plantes ; la teinte verte est à peu près la même en 3, 4 et 5, elle est moins vive en 2, moins vive encore en 1 ; enfin à l'obscurité on n'observe aucune trace de pigment vert. La base de la partie aérienne des jeunes plantes développées sous les éclairements 3, 4, 5 est colorée en rouge par de l'anthocyane ; les individus qui ont poussé à l'obscurité ainsi qu'en 1 et 2 en sont totalement dépourvus ; la coloration est d'autant plus intense en 3, 4 et 5 que les plantules sont soumises à un éclairement plus fort.

Le huitième jour, la première feuille commence à s'étaler en 1, 2, 3, 4 et 5, et atteint son maximum de longueur à l'obscurité (planche VII, stade I) ; la longueur de la première feuille est d'autant plus petite dans les différents lots de plantes, que celles-ci se sont développées à des éclairements plus intenses.

Il résulte de l'ensemble de ces observations que la première manifestation visible du phénomène de la germination (sortie de la radicule) ne paraît pas être influencée par la lumière. Pendant la partie du développement du Blé qui se trouve comprise entre la sortie de la radicule et l'étalement de la première feuille, l'optimum lumineux pour le développement général paraît être représenté par l'intensité lumineuse 1 ; sous cet éclairement, la croissance de la première racine et de la première feuille est plus rapide.

Enfin la coloration verte due à la présence de la chlorophylle, et la coloration rouge due à celle de l'anthocyane, sont d'autant plus intenses que les plantules se développent sous des éclairements plus forts.

Ces faits ont été confirmés par les résultats obtenus dans les expériences faites à l'aide du second dispositif (cultures en tubes) ; ces dernières m'ont servi d'une manière générale à contrôler

les résultats obtenus dans les cultures faites en employant le premier dispositif.

Développement de l'appareil végétatif. — Lorsque la première feuille est constituée, les plantes cultivées à l'obscurité cessent de se développer et meurent; celles qui sont exposées aux différentes lumières diffuses qui nous occupent continuent à croître et atteignent le stade 2 (cinq feuilles complètement développées) à la même époque sous tous les éclairements. A ce moment, on observe entre les plantes des divers lots des différences qui ne sont plus les mêmes que celles qui ont été constatées au stade précédent. Le tableau ci-dessous renferme les résultats obtenus dans les mensurations qui ont été faites sur les plantes récoltées aux différents stades de développement dont je vais parler, et sous les cinq éclairements étudiés.

TRITICUM VULGARE	1er STADE						2e STADE				
	Éclairements						Éclairements				
	0	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Hauteur de la partie aérienne	**24cm**	16	12	9	9	9	37	**53**	51	44	39
Longueur de la racine	12	**16**	15	15	13	10	12	16	18	**20**	17
Longueur moyenne d'une feuille	**15**	12	9	6	6	5	25	**39**	31	30	28
Largeur moyenne d'une feuille	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,20	0,25	0,35	0,40	**0,55**	**0,55**

TRITICUM VULGARE (*suite*)	3e STADE				4e STADE			
	Éclairements				Éclairements			
	2	3	4	5	2	3	4	5
Hauteur de la partie aérienne	77	94	**109**	82	89	104	**125**	112
Longueur de la racine	16	18	**23**	21	16	18	**25**	21
Longueur moyenne d'une feuille	**39**	31	30	28	**39**	38	32	28
Largeur moyenne d'une feuille	0,50	0,50	**0,85**	0,70	0,50	0,60	**0,85**	0,70

Lorsque les plantes ont leur cinquième feuille complètement développée, elles atteignent leur maximum de hauteur à l'éclai-

rement 2 (planche VII, stade II) : c'est aussi sous cette intensité lumineuse que les feuilles présentent leur plus grande longueur : la largeur des limbes est à son maximum sous un éclairement un peu plus intense (4-5).

Le port des plantes est déjà un peu différent suivant l'intensité lumineuse à laquelle a lieu le développement ; la tige est nettement perpendiculaire au sol en 4 et 5, tandis qu'elle montre en 1 et 2 une tendance à la reptation. D'autre part, les individus qui se développent à une lumière intense, en 4 et surtout en 5, présentent à leur base une ramification de la tige que l'on ne rencontre pas chez les plantes croissant à une lumière plus faible : un même pied ne produit jamais qu'une seule tige en 1,2,3, il en produit souvent deux en 4, en 5 ce nombre peut aller jusqu'à six pour certains individus.

La longueur des racines atteint son maximum en 4, mais ces organes sont plus robustes et plus ramifiés sous l'éclairement le plus intense, en 5.

Floraison. — Les plantes arrivent au stade de la floraison au même moment sous les deux éclairements les plus intenses, en 4 et 5. En 3, un retard de plusieurs jours a été constaté ; en 2, la floraison, n'a jamais eu lieu ; enfin, en 1, le Blé a cessé de se développer avant l'époque à laquelle les plantes commençaient à fleurir en 4 et en 5.

Au moment où la floraison a lieu en 4 et 5, le Blé présente son maximum de hauteur à l'éclairement 4 (planche VII, stade III) ; c'est aussi à cette intensité lumineuse que sa racine atteint sa plus grande longueur et que la largeur de ses feuilles est à son maximum : la longueur des feuilles est d'autant plus grande que les individus qui les portent se sont développés à un éclairement moins intense (maximum en 2).

La racine, plus longue en 4, est beaucoup plus rameuse en 5. Les tiges développées en 4 et 5 sont les seules qui restent complètement verticales, celles des plantes cultivées en 2 sont beaucoup plus couchées qu'au stade précédent ; en 3, la base de la tige est déjà très visiblement inclinée vers le sol.

Chez toutes les plantes qui ont fleuri, l'épi s'est développé après le cinquième entre-nœud.

En opérant des mensurations sur les entre-nœuds des plantes

développées en 3, 4 et 5, on voit que, pour le premier entre-nœud, la longueur maxima se trouve en 3, puis tous les entre-nœuds qui se développent ensuite présentent leur longueur maxima en 4. A cet éclairement tous les entre-nœuds, sauf le premier, sont donc plus longs que les entre-nœuds qui leur correspondent dans les plantes cultivées en 3 et en 5. En 3, au début du développement, les entre-nœuds s'allongent plus qu'en 5, mais le contraire se produit à la fin de la période végétative et il en résulte une plus grande longueur de la tige en 5 qu'en 3 à la fin du développement. La mensuration des entre-nœuds a donné les résultats suivants :

Plantes cultivées en						
2 :	1er entre-nœud : $4^{cm},5$;	2e : $7^{cm},5$;	3e : $8^{cm},5$;	4e : $14^{cm},5$;	5e : $0^{cm},01$
3 :	1er — : 8^{cm} ;	2e : $9^{cm},5$;	3e : 16^{cm} ;	4e : $19^{cm},5$;	5e : $40^{cm},5$
4 :	1er — : 7^{cm} ;	2e : $12^{cm},5$;	3e : 16^{cm} ;	4e : 25^{cm} ;	5e : 56^{cm}
5 :	1er — : $4^{cm},5$;	2e : 10^{cm} ;	3e : 14^{cm} ;	4e : 22^{cm} ;	5e : $48^{cm},5$

Stade de la maturation des fruits. — Les fruits sont mûrs à la même époque chez les plantes développées aux intensités lumineuses 4 et 5. Quant aux individus cultivés en 3, le retard constaté déjà dans leur développement, à l'époque de la floraison, s'est accentué encore ; leurs fruits n'atteignent leur maturité complète que plusieurs semaines après ceux des plantes cultivées en 4 et 5. La grosseur des épis est à peu près la même en 4 et 5, elle est beaucoup plus faible en 3.

A cette époque, les optima lumineux pour la hauteur des plantes, la longueur des racines et celle des feuilles, ainsi que pour la largeur des limbes, sont les mêmes qu'au stade précédent (planche VII, stade IV).

A la fin de la période végétative, lorsque les plantes se sont desséchées et que les fruits sont tombés, les optima lumineux sont encore les mêmes.

En résumé, la germination du Blé ne paraît pas être influencée par l'action de la lumière. A l'obscurité, le développement des plantes cesse dès que la première feuille s'est formée. En 1, le Blé meurt après avoir constitué sa cinquième feuille.

En 2, les plantes ne constituent pas d'organes reproducteurs.

Enfin en 3, 4 et 5, le développement est normal jusqu'à la fin de la période végétative.

L'optimum lumineux pour la longueur des tiges aussi bien que pour la longueur de la racine, est représenté par un éclairement très faible au début du développement ; cet optimum se déplace dans la suite et correspond à une lumière faiblement atténuée, à la fin de la période végétative. La largeur des feuilles est à son maximum à l'éclairement 4 pendant toute la durée de la vie de la plante ; l'optimum lumineux pour leur développement en longueur se déplace, au cours du développement du Blé, de l'obscurité vers l'intensité lumineuse 2. La floraison se produit en même temps sous les deux éclairements les plus intenses (4 et 5), elle subit un retard chez les plantes cultivées à une lumière plus faible ; il en est de même pour la maturation des fruits. D'après les indications fournies par les déterminations du poids frais et du poids sec, nous savons que les épis se développent beaucoup mieux à l'intensité lumineuse la plus grande, c'est-à-dire à la lumière solaire directe.

Il résulte de cette étude du développement du Blé sous des intensités lumineuses différentes, que l'éclairement optimum pour le développement général se déplace au cours de la végétation ; il correspond à une lumière peu intense au début de la période végétative et se trouve représenté par l'éclairement 4, c'est-à-dire par la lumière solaire très faiblement atténuée, lorsque les plantes sont arrivées au stade de la floraison. On peut voir, en effet, d'après le tableau représentant les courbes de variation des optima (figure 34), que pour la plupart des phénomènes considérés, c'est l'intensité lumineuse 4 qui est la plus favorable chez les plantes adultes.

Ces résultats montrent, d'autre part, que si l'on veut obtenir le développement maximum de l'appareil végétatif du Blé, l'éclairement le plus favorable est celui de la lumière solaire légèrement atténuée, tandis que la lumière solaire totale est nécessaire pour obtenir la plus grande récolte en épis.

2° *Mercurialis annua.*

Germination. — Des graines de Mercuriale ont été semées en même temps sous les différents éclairements. Quatre jours après le semis, la plupart des graines placées à l'obscurité ont

fait éclater leur tégument, tandis que celles qui se trouvent à la lumière solaire directe ne présentent aucune modification.

Le sixième jour, quelques graines commencent à germer en 1,2,3,4,5, tandis que celles qui se trouvent à l'obscurité ont déjà leur radicule dégagée et longue de 1 à 2 millimètres.

Le seizième jour, les graines se trouvant à l'obscurité ont un axe hypocotylé très long; certaines plantules atteignent une longueur de 12 centimètres et la plupart ont de 5 à 7 centimètres de long. Les cotylédons sont très petits, colorés en jaune, absolument dépourvus de toute trace de chlorophylle; la racine de chaque plante est très peu développée. Les individus cultivés en 1, 2, 3, 4 et 5 ont un axe hypocotylé et une racine d'autant plus courts que l'éclairement auquel ils se sont développés est plus intense. L'axe hypocotylé et les cotylédons présentent une coloration verte à peu près semblable sous tous les éclairements. Les cotylédons sont complètement étalés, leurs dimensions et leur forme sont à peu près les mêmes chez toutes les plantules, quelle que soit l'intensité lumineuse à laquelle elles se sont développées.

Il résulte de ces observations que la lumière retarde la germination des graines de *Mercurialis annua*; les graines placées à l'obscurité germent plus rapidement que celles qui sont exposées à la lumière, même faible.

La hauteur maxima des plantules s'obtient aussi à l'obscurité.

Il existe un optimum lumineux pour l'allongement des racines; cet optimum est représenté par l'éclairement 1; à l'obscurité, les racines sont beaucoup plus courtes, et aux intensités lumineuses supérieures à celle de l'éclairement 1, les racines sont d'autant plus courtes que ces intensités sont plus fortes. Enfin, la coloration verte est sensiblement la même aux éclairements 1, 2, 3, 4 et 5; à l'obscurité, le verdissement est nul.

Développement de l'appareil végétatif. — Les plantules cultivées à l'obscurité cessent de se développer et meurent après que leurs cotylédons sont complètement formés, tandis que celles qui sont soumises aux intensités lumineuses 1, 2, 3, 4 et 5, continuent à croître.

En 1, le développement de la Mercuriale se ralentit bientôt;

l'axe hypocotylé, qui était plus long à cet éclairement que partout ailleurs, cesse de s'allonger, et, après quelques jours, ce sont les plantes cultivées en 2 qui présentent le maximum de hauteur. Le premier entre-nœud est aussi plus long en 2 qu'en 1 ; en 3, 4 et 5, la longueur du premier entre-nœud est d'autant plus petite que l'éclairement est plus intense.

Lorsque les jeunes Mercuriales ont formé leur quatrième nœud, elles atteignent leur maximum de hauteur à l'éclairement 2 (fig. 12). Les plantes arrivent à ce dernier stade en même temps sous les éclairements 2, 3, 4, et 5; mais, en 1, on constate un retard considérable dans le développement. Ce n'est qu'un mois et demi après que les individus cultivés sous les autres éclairements ont atteint ce stade que ceux de l'éclairement 1 y parviennent. J'ai réuni dans le tableau ci-dessous les résultats obtenus dans les mensurations effectuées sur les pieds mâles et femelles de Mercuriales récoltés à différents stades sous les cinq éclairements.



Fig. 12. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5, au moment où la 8e feuille est complètement développée (Stade 1). Dans cette figure et dans toutes celles qui suivent à l'exception de la figure 16, le chiffre placé à côté de chaque plante indique l'éclairement auquel la plante s'est développée.

On voit que lorsque les plantes ont huit feuilles développées l'optimum, lumineux, pour la hauteur des tiges aussi bien que pour la longueur des racines, correspond à l'éclairement 2.

La longueur et la largeur des feuilles atteignent leur maximum à une lumière un peu plus intense, en 3.

Déjà, à ce stade, le port des plantes est un peu différent aux divers éclairements. Les individus cultivés en 1 ont leur base légèrement inclinée ; en 2, l'inclinaison est moins prononcée; en 3, la tige est presque verticale, elle l'est complètement en 4 et en 5. La forme des feuilles est aussi un peu différente suivant l'éclairement. Chez les plantes cultivées à une forte intensité lumineuse, les feuilles sont moins longues et les dents du limbe sont beaucoup plus aiguës que chez les plantes développées sous un faible éclairement.

La floraison a lieu en même temps aux intensités lumineuses

MERCURIALIS ANNUA	PLANTES A 8 FEUILLES — Éclairements					INDICATION DU SEXE	PLANTES EN FLEURS — Éclairements					PLANTES EN FRUITS — Éclairements					FIN DE LA VÉGÉTATION — Éclairements			
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	2	3	4	5
Hauteur des tiges........	10cm	**14,2**	12	8,5	4,5	Mâle.....	17,6	28	**30**	23	19	19	75	77	**80**	72	71	78	**81**	72
— —						Femelle..	16,5	**27**	**27**	19	20	19	77	76	**82**	70	76	76	**92**	69
Longueur des racines....	3,5	**15,2**	15	15	13	Mâle.....	11,2	22	27	27	**30**	12	23	28	28	**31**	23	33	33	**34**
— —						Femelle..	15,6	27	29	29	**32**	16	28	30	31	**32**	29	31	35	**44**
Largeur des plantes......	8,1	8,5	**9,6**	7,4	4,6	Mâle.....	12,8	13	10	10,7	**17**	13	19	24	36	**38**	25	26	30	**36**
—						Femelle..	13	15,8	15,5	11,7	**18**	17	22	32	40	**45**	35	40	40	**46**
Longueur des feuilles....	4	4,3	**4,8**	4,3	2,5	Mâle.....	6,6	**7,3**	6,5	5,4	5,4	6,6	**7,4**	7	5,4	5,5	**7,4**	7	5,4	5,4
— —						Femelle..	**8,4**	**8,5**	6,4	6,4	4,5	**8,5**	**8,5**	6,5	6,4	5	**8,5**	6,5	6,4	5
Largeur des feuilles.....	2	2	**2,7**	2,5	1,4	Mâle.....	**3**	**3**	2,5	2,2	2,2	3	**4**	3,4	3,3	2,8	**4**	3,4	3,3	2,8
—						Femelle..	**3,5**	**3,5**	2,5	2,4	1,7	**3,5**	**3,5**	3,4	3,4	2,6	**3,5**	3,4	3,4	2,6
Nombre des rameaux....	0	0	0	0	0	Mâle.....	0	8	10	10	**12**	0	9	13	**19**	**19**	16	16	**20**	**20**
— —						Femelle..	0	8	10	10	**12**	0	9	13	**19**	**19**	16	16	**20**	**20**

2, 3, 4 et 5 ; mais en 1, les Mercuriales éprouvent un retard de deux mois dans la formation de leurs organes reproducteurs. Lorsque les plantes sont au stade de la floraison, la hauteur des tiges atteint son maximum à l'éclairement 3 (fig. 13) ; il y a



Fig. 13. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5, au moment de la floraison (Stade 2). La lettre *m* désigne les individus mâles et la lettre *f* désigne les individus femelles.

donc eu déplacement de l'optimum lumineux de 2 vers 3 pour la grandeur des plantes, depuis le stade précédent. Les tiges sont d'autant plus épaisses que les plantes auxquelles elles appartiennent se sont développées à un éclairement plus intense. Les racines atteignent leur plus grande longueur à l'éclairement le plus fort ; elles sont aussi plus rameuses et plus épaisses à cette intensité lumineuse.

Pour la longueur de la racine des Mercuriales, il y a eu un déplacement de l'optimum lumineux plus sensible que pour la longueur de la partie aérienne ; l'éclairement le plus favorable ayant été en 2 au début du développement et se trouvant égal ou supérieur à celui de l'intensité lumineuse 5 au moment de la floraison.

Le nombre des rameaux secondaires insérés sur la tige principale est d'autant plus grand que les plantes se sont développées à un éclairement plus intense. En 5, les rameaux secondaires de la base sont très développés, et donnent à l'ensemble de la plante une forme conique très différente de celle des individus croissant à des lumières moins intenses.

La longueur des feuilles atteint son maximum en 2. Leur lar-

geur est d'autant plus grande que l'éclairement est moins intense; elle est à peu près la même chez les plantes développées aux deux lumières les plus atténuées, en 1 et en 2. Le déplacement de l'optimum lumineux s'est donc fait, pour ce qui concerne la grandeur des feuilles, en sens inverse de celui qui a été constaté pour le poids de substance sèche et de substance fraîche ainsi que pour la longueur des racines et des tiges.

Les longueurs des axes des inflorescences mâles et femelles croissent à partir des éclairements les plus intenses jusqu'à l'éclairement 2 où elles atteignent leur maximum ; les axes d'inflorescence sont très courts en 1.

Au moment où les plantes fleurissent, les pieds mâles diffèrent peu des pieds femelles sous les divers éclairements; partout, la grandeur des pieds mâles est à peu près la même que celle des pieds femelles ; ces derniers paraissent seulement un peu plus robustes et un peu plus touffus, surtout sous les éclairements les plus intenses; leurs rameaux secondaires, et particulièrement ceux de la base, sont plus épais et plus développés; les tiges principales présentent le même diamètre dans les deux sortes d'individus. Les feuilles des pieds femelles sont un peu plus larges que celles des pieds mâles.

La maturation des fruits a lieu à peu près en même temps sous les éclairements 2, 3, 4 et 5 ; elle est en retard de 2 mois chez les plantes cultivées à l'intensité lumineuse 1. Lorsque les plantes sont arrivées au stade de la maturité des fruits, elles présentent leur maximum de hauteur à l'éclairement 4 (fig. 14 et 15); la valeur de l'optimum lumineux s'est donc encore élevée depuis le stade de la floraison. Les tiges sont toujours d'autant plus épaisses qu'elles se sont développées à une lumière plus intense. Sous les éclairements forts, les plantes sont beaucoup plus touffues ainsi qu'on peut le constater par l'examen des figures 14 et 15 ; la ramification de la tige est plus abondante et les rameaux secondaires sont plus nombreux et plus développés.

La tige principale de la Mercuriale est à peu près verticale sous tous les éclairements; c'est l'unique exemple de plante ne se couchant pas sur le sol à l'intensité lumineuse la plus faible parmi celles qui ont été utilisées dans ces expériences ; la base

de la tige est parfois légèrement inclinée, mais elle se redresse presque aussitôt et continue à se développer verticalement.

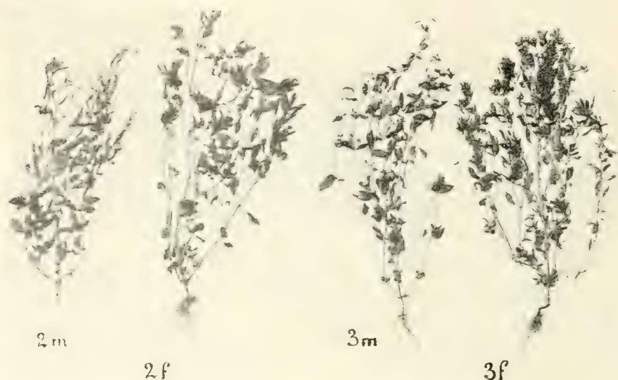


Fig. 14. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 2 et 3, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3).

Les rameaux secondaires ne s'insèrent pas de la même ma-



Fig. 15. — *Mercurialis annua.* — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 3, *suite*).

nière sur la tige principale, sous les différents éclairements ;

l'angle formé par la tige principale et le premier rameau secondaire de la base est d'autant plus grand que l'éclairement est plus intense ; il atteint 90 degrés dans les individus développés à la lumière solaire directe ; d'autre part, il est toujours un peu plus grand chez les pieds femelles que chez les pieds mâles. La mensuration des entre-nœuds chez les pieds mâles de Mercuriale a donné les résultats suivants :

Éclairements	MERCURIALIS ANNUA (*entre-nœuds*).																		
	Nos 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	cm																		
1	5,5	3,5	3,5	2,5	1,6	1	0,9	0,4											
2	8	10	9,5	9	8,5	8	8	4	4	4	2,5	0,5							
3	5	8	7	9	8,5	8	8	8	6,5	4	3,5	1	0,5						
4	3	7	6	7	8,5	9	8,5	7,5	5	4	4	3	3	2	2	1,5	0,5	0,3	0,3
5	2	3	4,3	6	7	8	8,5	7,5	5	4	4	3	3	2,5	2	1,5	0,5	0,3	0,3

On voit qu'au moment où les plantes fleurissent, elles n'ont pas formé le même nombre d'entre-nœuds sous les différents éclairements ; il est donc difficile de comparer les plantes se développant à diverses intensités lumineuses, et de déterminer le moment où chacune d'elles est arrivée à un stade donné de sa végétation.

Les stades qui correspondent au début de la floraison, à la formation des fruits, à la fin de la maturation des fruits, à la mort des plantes, peuvent être déterminés facilement pour chaque individu. Les végétaux récoltés sous les différents éclairements peuvent donc être comparés entre eux au moment où ils sont arrivés à ces stades précis, mais la comparaison est beaucoup plus difficile lorsqu'on s'adresse à des plantes jeunes qui n'ont pas encore atteint leur floraison. Pendant la première partie du développement, j'ai récolté les différents exemplaires d'une même espèce, développés sous les divers éclairements au moment où chacun d'eux présentait un nombre déterminé de nœuds, et par conséquent de feuilles insérées sur la

tige principale, en précisant ce stade par les dimensions de la dernière feuille développée. Les plantes de la même espèce, cultivées aux différentes intensités lumineuses, ne présentant pas le même nombre de nœuds à l'époque de la floraison, il s'ensuit qu'il n'est pas possible de comparer entre elles de jeunes plantes ayant formé le même nombre de nœuds sous les différents éclairements. Toutefois, lorsque les plantes sont encore très jeunes, elles forment leurs premiers nœuds en même temps aux diverses intensités lumineuses; le retard ne commence à se faire sentir chez les plantes peu éclairées que lorsque quelques nœuds sont déjà formés; il s'accentue ensuite jusqu'à la fin du développement. La comparaison des plantes récoltées au moment où leur tige présentait un nombre déterminé de nœuds était donc possible au début de la période végétative; elle devenait très difficile chez des individus dont le développement était plus avancé.

La difficulté dont je viens de parler n'existait pas pour le Blé, par exemple, dont la tige présente le même nombre de nœuds sous les différents éclairements au moment où se forment les épis; elle était très grande au contraire pour la Mercuriale, dont les fleurs apparaissent lorsque les tiges présentent respectivement 8, 12, 13, 19, et 19 nœuds chez les plantes cultivées aux éclairements 1, 2, 3, 4 et 5.

La longueur des premiers entre-nœuds atteint son maximum en 2. Les entre-nœuds qui se forment ensuite sous cet éclairement sont beaucoup plus courts que ceux qui se développent en même temps à l'éclairement 3. Enfin, les derniers entre-nœuds atteignent leur maximum de longueur en 4 et 5. On voit donc que, pendant les premières phases de leur développement, les plantes cultivées à des lumières faibles s'allongent plus vite que celles qui sont plus éclairées. Peu à peu, à mesure que les plantes vieillissent, l'allongement devient de plus en plus faible sous chacun des éclairements, et ce ralentissement dans l'allongement est beaucoup plus intense chez les plantes exposées à des lumières faibles que chez celles qui sont très éclairées.

La longueur et la largeur des feuilles atteignent leur maximum, à l'époque de la maturation des fruits comme au stade précédent de la floraison, à l'intensité lumineuse 2. C'est à

l'éclairement le plus intense que les racines présentent leur plus grande longueur, elles sont en même temps beaucoup plus divisées, plus robustes, et plus touffues qu'aux diverses lumières atténuées.

Les différences entre les pieds mâles et les pieds femelles augmentent à mesure que les plantes vieillissent et sont toujours d'autant plus marquées que les individus se sont développés à une lumière plus intense. Comme au stade précédent, les pieds femelles sont plus rameux que les pieds mâles ; leur tige principale et leurs rameaux secondaires sont beaucoup plus épais ; leur appareil radiculaire est plus développé.

La hauteur des tiges est à peu près la même dans les plantes des deux sexes.

Au moment où les fruits tombent et où les plantes se dessèchent, on constate, entre les divers lots de Mercuriales, des différences à peu près semblables à celles qui ont été observées au stade précédent de la maturation des fruits. Les optima lumineux, pour la hauteur des tiges, la longueur des racines, la grandeur des feuilles, sont restés les mêmes.

Influence de l'intensité lumineuse sur le déterminisme du sexe. — La Mercuriale a souvent été prise comme sujet d'expérience par les auteurs qui ont étudié l'influence des différentes conditions biologiques sur le déterminisme du sexe.

Molliard a montré qu'en portant la température de 12° à 18°, ce qui active probablement la fonction chlorophyllienne, la proportion des pieds femelles devient plus grande dans les cultures de Mercuriale. Giard a observé que lorsque les Mercuriales se développent dans un sol riche, les pieds mâles portent parfois des fleurs femelles.

J. Laurent (1) a constaté que les Mercuriales femelles ont un poids frais et un poids sec toujours supérieurs à ceux des pieds mâles. Dans une première récolte, faite le 28 juillet, il constate que le poids frais moyen d'un pied mâle, déterminé d'après le poids de 109 pieds, est $10^{gr},6$, tandis que celui d'un pied femelle, déterminé d'après le poids de 78 pieds, est $16^{gr},2$. [illegible]

J. Laurent, Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du [illegible] *française pour l'avancement des sciences.* Lyon, pp. 413-418, 190[illegible].

seconde récolte, faite le 16 août, il trouve comme poids frais moyen d'un pied mâle, 21^{gr},85, et pour le pied femelle, 41^{gr},32. Laurent s'appuie sur ces faits, et sur les nombreuses recherches effectuées à propos du déterminisme du sexe chez les végétaux, pour montrer qu'il existe une relation étroite entre le sexe des plantes et la pression osmotique des cellules qui les constituent.

Il m'a paru intéressant de rechercher si la lumière avait une influence quelconque sur le déterminisme du sexe. En modifiant l'intensité des phénomènes de synthèse chlorophyllienne, la lumière règle la proportion des substances organiques élaborées; elle joue aussi un rôle important dans les phénomènes de migration de ces substances, et influe donc, pour ces raisons, sur la pression osmotique du suc cellulaire des végétaux. Il paraissait donc possible que l'intensité lumineuse pût jouer un rôle dans le déterminisme du sexe.

L'étude de la production de la substance sèche et de la substance fraîche chez la Mercuriale cultivée aux différentes intensités lumineuses, m'a donné des résultats qui confirment entièrement ceux obtenus par Laurent. Nous avons vu en effet ci-dessus que les pieds femelles ont toujours un poids sec et un poids frais supérieurs à ceux des pieds mâles, quel que soit l'éclairement auquel ait eu lieu le développement ; mes recherches ont montré de plus que la différence entre le poids des pieds femelles et celui des pieds mâles est d'autant plus grande que l'éclairement est plus intense ; elle devient à peu près nulle lorsque le développement a lieu sous des intensités lumineuses très faibles.

L'étude du développement général de la Mercuriale, aux différents éclairements, a montré d'autre part que les pieds femelles ont toujours une tige plus épaisse, une ramification plus abondante, des rameaux secondaires plus développés que les pieds mâles. Ces observations confirment encore celles qui ont été faites par Laurent sur les différences morphologiques existant entre les Mercuriales mâles et femelles.

Pour rechercher si la lumière avait une influence sur le déterminisme du sexe chez la Mercuriale, j'ai semé un grand nombre de graines de cette plante sous les différents éclaire-

ments dont je disposais, et j'ai récolté, à la fin de la floraison, les individus développés sous chaque intensité lumineuse. Les pieds mâles et les pieds femelles ont été comptés séparément dans chaque lot, et leur poids respectif, à l'état frais, a été noté.

Les résultats ainsi obtenus sont résumés dans le tableau ci-dessous.

MERCURIALIS ANNUA	Éclairement 1	Éclairement 2	Éclairement 3	Éclairement 4	Éclairement 5
Nombre de pieds mâles....	35	60	103	231	231
Nombre de pieds femelles..	31	72	124	210	297
Proportion de pieds femelles pour 100 pieds mâles....	88	120	120	91	**128**
Poids moyen d'un pied mâle.	1,87	1,87	2,85	7,24	**9,97**
Poids moyen d'un pied femelle................	1,50	2,81	3,86	8,35	**13,69**

On voit tout d'abord que le nombre des plantes qui se sont développées est très différent sous les divers éclairements ; le nombre de graines semées n'avait pas été évalué exactement, mais il avait été à peu près le même dans les cinq lots. Or, le nombre des plantes développées est d'autant plus grand que la lumière qui les éclaire est plus intense ; par conséquent, si la germination a lieu plus rapidement sous les éclairements faibles ainsi que je l'ai indiqué précédemment, les résultats ci-dessus montrent que le développement ultérieur des jeunes plantes est beaucoup plus facile aux éclairements intenses. Le nombre des plantules qui cessent de se développer et meurent au début de leur développement est d'autant plus grand que la lumière à laquelle elles sont soumises est moins intense.

Il n'est pas possible de conclure d'une manière certaine à une influence de l'intensité lumineuse sur le déterminisme du sexe, d'après les résultats consignés dans le tableau ci-dessus. La proportion de pieds femelles pour un même nombre de pieds mâles est plus grande sous l'éclairement le plus intense que sous l'intensité lumineuse la plus faible ; cette proportion passe en effet de 88 p. 100 pour l'éclairement 1, à 128 p. 100 pour

l'éclairement 5, mais elle n'augmente pas d'une manière régulière à mesure que l'intensité lumineuse croît; ainsi, à l'éclairement 4, elle est à peine supérieure (91 p. 100) à celle de l'éclairement 1 (88 p. 100). Il semble que l'intensité de l'éclairement intervienne pour modifier le sexe de la Mercuriale, mais d'autres expériences sont nécessaires pour permettre de considérer ce fait comme parfaitement démontré.

En résumé, l'étude du développement de la Mercuriale sous des intensités lumineuses différentes, m'a conduit aux résultats suivants :

La germination de la Mercuriale s'opère plus rapidement à l'obscurité complète qu'à la lumière ; elle se produit à peu près en même temps sous les différentes lumières atténuées. Le développement de la Mercuriale cesse à l'obscurité dès que les cotylédons sont développés ; il se poursuit, sous les cinq intensités lumineuses, jusqu'au stade de la maturation des fruits, tandis qu'il cesse de très bonne heure, sous l'éclairement le plus faible, chez toutes les autres espèces étudiées. La longueur des tiges atteint son maximum, au début du développement, à l'obscurité ; plus tard, c'est à l'éclairement 2 que les tiges atteignent leur plus grande longueur; puis, l'optimum lumineux se déplace encore et se trouve successivement représenté par les éclairements 3 et 4.

L'optimum lumineux pour l'allongement de la racine se déplace de l'éclairement 2 vers l'intensité lumineuse 5.

L'optimum pour la grandeur des feuilles se déplace de 3 vers 2.

La floraison et la maturation des fruits ont lieu en même temps sous les quatre éclairements les plus intenses ; à la lumière la plus faible, elles se produisent avec un retard de deux mois.

Les plantes sont d'autant plus rameuses, et les tiges sont d'autant plus grosses que l'intensité lumineuse à laquelle elles se sont développées est plus forte.

Les individus femelles sont toujours plus robustes que les individus mâles, leur tige principale et leurs rameaux sont toujours plus gros.

Il semble que l'intensité de l'éclairement ait une influence sur le déterminisme du sexe de la Mercuriale, mais les résultats obtenus ne sont pas suffisamment nets pour permettre de tirer des conclusions certaines, et de nouvelles recherches sont nécessaires pour solutionner cette question d'une manière définitive.

3° *Raphanus sativus.*

Germination. — La germination a commencé à l'obscurité et sous l'éclairement 1, le lendemain du jour où les graines ont été semées ; les graines dont la radicule était sortie se trouvaient dans la proportion de $\frac{3}{10}$ à l'obscurité, et de $\frac{1}{10}$ à l'éclairement 1 ; sous toutes les autres intensités lumineuses, la germination n'était pas encore visible.

Le troisième jour, toutes les graines ont germé à l'obscurité et à l'éclairement 1 ; dans les autres lots, les graines ayant leur radicule développée sont dans la proportion de $\frac{5}{10}$ en 2, $\frac{3}{10}$ en 3, en 4 et en 5.

Le quatrième jour, toutes les graines ont germé sous tous les éclairements; partout les radicules sont sorties et les cotylédons ont commencé à s'étaler; l'étalement est d'autant moins avancé que l'éclairement est plus intense.

Le cinquième jour, les plantules ont atteint le même stade du développement en 1, 2, 3, 4 et 5, les cotylédons sont partout dépliés mais restent accolés l'un contre l'autre; à l'obscurité les jeunes plantes sont en retard, leurs cotylédons sont encore pliés. Les racines sont d'autant plus longues qu'elles se sont développées à un éclairement plus faible. Il en est de même pour l'axe hypocotylé. La grandeur des cotylédons est la même sous les éclairements 1, 2, 3, 4 et 5 ; à l'obscurité, ces organes ne sont pas dépliés, il est donc impossible de déterminer leurs dimensions. Les racines rampent à la surface du substratum à l'obscurité et sous l'éclairement 1 ; en 2, la racine reste horizontale sur une longueur beaucoup moins grande qu'aux éclairements précédents; en 3, 4 et 5, la radicule s'enfonce dans le sol aussitôt après sa sortie de la graine.

L'axe hypocotylé et les cotylédons ont une couleur verte identique sous les trois éclairements 2, 3 et 4 ; cette couleur est moins foncée en 1 et moins encore en 5 ; elle est nulle à l'obscurité où les plantules ont seulement une légère teinte jaune. On observe de plus que l'axe hypocotylé des jeunes Radis développés en 2, 3, 4 et 5, est coloré en rouge par de l'anthocyane; la coloration est très faible chez les plantules cultivées en 1, et nulle chez celles qui croissent à l'obscurité.

Le huitième jour, les cotylédons sont complètement étalés et séparés l'un de l'autre, chez toutes les plantules cultivées sous les éclairements 1, 2, 3, 4 et 5 ; à l'obscurité, les cotylédons ne sont pas encore dépliés. Comme au stade précédent, la racine des plantules est d'autant plus longue que ces plantules sont moins éclairées (planche VIII, stade I) ; la longueur augmente de l'éclairement 5 vers l'éclairement 1, mais elle est un peu moindre à l'obscurité qu'en 1. L'axe hypocotylé est d'autant plus long que l'éclairement est moins intense. La largeur des cotylédons atteint son maximum en 1, elle est moindre en 2 et en 3, moindre encore en 4 et en 5. La longueur des pétioles cotylédonaires est à son maximum en 1, elle est moindre en 2, en 3, et à l'obscurité, moindre encore en 4 et atteint son minimum en 5. La coloration verte des cotylédons est la même en 1, 2, 3, 4 et 5 ; elle est nulle à l'obscurité.

Les résultats de cette étude de la germination du Radis sous les différents éclairements peuvent se résumer de la manière suivante.

La germination est retardée par la lumière; les graines germent d'autant plus vite qu'elles sont moins éclairées. Le retard qui existe dans le début du développement des plantules cultivées aux intensités lumineuses fortes, est regagné dès les premiers jours de la germination, aussitôt que les cotylédons sont complètement développés. Pendant les premiers stades du développement, la racine et l'axe hypocotylé des plantules sont d'autant plus longs que l'éclairement est moindre. Lorsque les cotylédons sont complètement développés, c'est à l'intensité lumineuse 1, qu'ils atteignent leurs plus grandes dimensions; leur coloration est à peu près la même sous tous les éclairements ; à l'obscurité, ils sont absolument dépourvus de chlorophylle.

Développement de l'appareil végétatif. — Les plantules cultivées à l'obscurité meurent avant que leurs cotylédons soient complètement développés. A l'éclairement 1, les jeunes plantes produisent deux feuilles étroites et allongées, puis deux petites feuilles très réduites ; elles cessent ensuite de croître, et meurent après avoir formé une quantité extrêmement faible de substance sèche.

Quand les Radis ont développé leurs deux premières feuilles, on observe que l'axe hypocotylé des exemplaires qui sont cultivés en 5 montre déjà une tendance à la tubérisation ; cette tendance est à peine sensible chez les individus cultivés en 4 ; elle n'existe pas chez ceux qui croissent aux éclairements plus faibles.

Les mensurations faites sur le Radis cultivé sous les différents éclairements ont donné, aux divers stades du développement, les résultats qui sont réunis dans le tableau ci-dessous.

Lorsque les Radis ont quatre feuilles développées, les tubercules sont d'égale grosseur en 3, 4 et 5, la tubérisation est à peu près nulle en 2 et en 1, ainsi que l'indique la planche VIII (stade II) ; les Radis atteignent ce stade (quatre feuilles développées) en même temps sous les éclairements 3, 4 et 5 ; ceux qui sont cultivés en 2 sont en retard de huit jours sur ceux des lots précédents. Enfin, les individus cultivés en 1 n'ont jamais atteint ce stade ; au moment où les Radis de 3, 4 et 5 y sont arrivés, ceux de 1 ont deux feuilles filiformes à la base desquelles on distingue deux autres feuilles beaucoup plus petites ; à cette lumière très faible, le développement du Radis ne dépasse pas ce stade, et les plantes meurent bientôt. La racine du Radis est d'autant plus rameuse que l'éclairement auquel a eu lieu le développement, est plus intense ; sa longueur atteint son maximum en 2. C'est aussi à l'éclairement 2 que les tiges présentent leur plus grande longueur. Les feuilles ont leur plus grande largeur en 3-4 et leur plus grande longueur en 2.

Floraison. — Les premiers boutons floraux apparaissent en même temps sous les quatre éclairements les plus intenses. A ce moment, il existe des différences sensibles entre les tubercules des différents lots de Radis (planche VIII, stade III) ; ces tubercules sont d'autant plus volumineux que les plantes aux-

RAPHANUS SATIVUS	COTYLÉDONS ÉTALÉS — Éclairements 1	2	3	4	5	4 FEUILLES DÉVELOPPÉES — Éclairements 1	2	3	4	5	DÉBUT DE LA FLORAISON — Éclairements 2	3	4	5	PLANTES EN FLEURS — Éclairements 2	3	4	5	PLANTES EN FRUITS — Éclairements 2	3	4	5
Hauteur des plantes	10cm,8	5,8	4,6	4,6	3,2	12,5	**16**	8,8	8	4,8	30	**35**	32	21	82	99	**103**	60	86	101	**123**	**123**
Longueur de la racine	**10**	**10**	8	7,8	3,8	23,5	**31**	29,2	29	11,5	29	29	29	29	29	29	31	**34**	29	29	32	**37**
Longueur des feuilles	**3,1**	**3**	2	2	1,5	5,3	**9.5**	8,5	8,5	5	23	23	**27**	21	23	23	**27**	25	23	23	**27**	25
Largeur des feuilles	**4.8**	1,4	1,4	1,3	1,2	1,6	3,2	**3,3**	**3.3**	2,8	8,9	9,2	**9,8**	8,6	8,9	9,2	**11**	9,8		9,2	**11**	10
Nombre des rameaux secondaires	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	8	**11**	**11**	5	8	**12**	**12**

quelles ils appartiennent se sont développées à un éclairement plus intense. L'optimum lumineux pour la longueur des tiges est en 3 ; les racines sont aussi longues sous tous les éclairements. Pour la longueur des feuilles et pour leur largeur, l'optimum d'éclairement s'est déplacé depuis le stade précédent et se trouve représenté par l'intensité lumineuse 4.

Lorsque les Radis sont en fleurs (planche VIII, stade IV), l'optimum d'éclairement pour la longueur de la tige correspond à une intensité lumineuse plus élevée que celle qui était la plus favorable au stade précédent ; cet optimum est représenté par l'éclairement 4. Pour la longueur des racines, l'optimum d'éclairement est en 5. Toutes les plantes n'ont pas été en pleine floraison en même temps sous tous les éclairements. A l'éclairement 4, les Radis eurent une avance de six jours sur ceux de l'éclairement 5, et de deux jours sur ceux de l'éclairement 3. Quant aux individus cultivés en 2, ils eurent un retard de dix jours sur ceux de l'éclairement 4. Pour la grandeur des feuilles, l'intensité lumineuse optima est restée en 4.

Les Radis sont d'autant plus rameux qu'ils se développent à une lumière plus forte ; le nombre des rameaux secondaires est à son maximum en 4-5. La mensuration des divers entre-nœuds, au moment de la floraison, chez des individus moyens cultivés aux quatre éclairements les plus intenses, a donné les résultats ci-dessous.

Éclairements.	RAPHANUS SATIVUS (*entre-nœuds*).													
	Nos 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2...	3cm,5	9	4	4,5	10,5	10	12	10,5	4,5	5,5	4,5	2	1,2	1,2
3...	1,5	7,5	11,5	9,5	10,5	7,5	12,5	4	7	5,5	4,5	3,5	3	2,5
4...	1,5	7,5	11	12,5	11	10	8	6,5	5,5	4,5	4,5	3	2	1,5
5...	1	2	7	8	6	8	6	5,5	4	3	2	1	1	0,5

On voit qu'au moment de la floraison, tous les Radis ont le même nombre d'entre-nœuds, quel que soit l'éclairement auquel ils se sont développés. La plupart des entre-nœuds sont plus

courts à la lumière solaire directe. Les deux premiers sont d'autant plus longs que l'éclairement est moins intense, et pour les entre-nœuds suivants la longueur diminue brusquement en 2, tandis qu'elle augmente sous les autres éclairements ; elle augmente d'ailleurs ensuite sous l'intensité lumineuse 2. Enfin, à tous les éclairements, la longueur des derniers entre-nœuds diminue à peu près de la même manière dans tous les lots.

Fructification. — Les fruits développés sur le Radis furent



Fig. 16. — *Raphanus sativus.* — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûrs (stade V). Dans cette figure, le chiffre 5 désigne l'individu récolté à l'éclairement 2 ; le chiffre 4 désigne l'individu récolté à l'éclairement 3 ; le chiffre 3 désigne l'individu récolté à l'éclairement 4 ; le chiffre 2 désigne l'individu récolté à l'éclairement 5.

d'autant plus nombreux que les plantes étaient soumises à un éclairement plus intense. Pour chaque éclairement, ces fruits ont été comptés sur vingt plantes ; leur nombre a été en moyenne, pour chaque plante, de :

2	à l'éclairement	2,	chaque fruit	renfermant	5	graines.
12	—	3,	—	—	5	—
46	—	4,	—	—	6	—
144	—	5,	—	—	7	—

La formation des fruits a été plus rapide aux éclairements 3 et 4 qu'à la lumière solaire directe, la floraison ayant eu lieu plus tôt sous ces éclairements; mais les fruits ont mûri beaucoup plus vite sous l'intensité lumineuse la plus forte, ils ont atteint leur maturité complète d'abord chez les individus cultivés en 5 ; quatre à cinq jours plus tard chez ceux de l'éclairement 4 ; plus tard encore à l'intensité lumineuse 3 ; enfin, les Radis développés en 2 ont eu à ce point de vue un retard d'un mois sur ceux qui étaient soumis aux rayons solaires non atténués. Le Radis fournit un exemple très net de la variation du rapport existant, suivant l'éclairement, entre la production des organes reproducteurs et celle des organes végétatifs. Aux éclairements intenses, les organes reproducteurs sont formés en grande quantité et, pendant la maturation des fruits, l'appareil végétatif s'accroît très faiblement. Au contraire, aux éclairements faibles, les organes reproducteurs sont produits en très petit nombre, et les fruits mûrissent très lentement ; pendant la maturation, on observe, surtout aux éclairements très faibles (en 2) la formation d'un grand nombre de jeunes pousses, portant des feuilles.

A la fin de la période végétative, l'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles est en 4, comme au stade de la floraison.

Quant à l'éclairement le plus favorable pour la longueur de la tige et pour celle de la racine, il est différent de ceux des stades précédents et se trouve représenté, à ce moment, par la lumière solaire non atténuée (fig. 16).

En résumé, la lumière retarde la germination des graines de Radis; le retard est d'autant plus grand que l'éclairement est plus intense. Dès que les plantules ont développé leurs cotylédons, la rapidité de croissance se ralentit sous les éclairements faibles, et on constate bientôt que les jeunes plantes cultivées sous les différents éclairements, atteignent en même temps un certain stade de leur développement. A ce moment, quoique les plantules de tous les lots soient également développées, on observe des différences notables dans leurs formes : les racines sont d'autant plus longues que l'éclairement est plus

faible. Il en est de même pour les tigelles; la grandeur des cotylédons atteint son maximum à l'intensité lumineuse 1. Les Radis cessent de se développer à l'obscurité avant que leurs cotylédons soient complètement étalés; à l'éclairement 1, ils meurent après avoir produit quatre feuilles très petites et mal constituées; à l'intensité lumineuse 2, comme aux éclairements 3, 4 et 5, leur développement se poursuit jusqu'au stade correspondant à la maturité des fruits. Les optima lumineux pour la longueur des tiges et pour celle des racines, pour la longueur et la largeur des feuilles, se déplacent, au cours du développement, en allant des éclairements faibles vers les éclairements forts. Lorsque les Radis ont atteint le terme de leur développement, l'optimum lumineux pour la hauteur des plantes et pour la longueur de leur racine coïncide avec celui qui correspond au poids sec; tous sont représentés par la lumière solaire directe. La grandeur des feuilles et le poids frais des plantes atteignent leur maximum à la lumière solaire légèrement atténuée, en 4.

La floraison et la formation des fruits ont lieu plus tôt à l'éclairement 4 qu'à la lumière solaire directe; les intensités lumineuses fortes retardent donc ces deux phénomènes. Mais la maturation des fruits est au contraire plus rapide à l'éclairement le plus intense.

La tubérisation de l'axe hypocotylé commence d'autant plus tôt que les plantes sont soumises à un éclairement plus intense. Pendant toute la durée du développement, le tubercule est très gros chez les Radis cultivés à la lumière solaire directe; il est moins volumineux chez ceux de l'éclairement 4; il est plus petit encore en 3; la tubérisation est à peine sensible en 2; elle est nulle en 1 et à l'obscurité.

Le nombre des rameaux secondaires insérés sur la tige principale est d'autant plus grand que les plantes sont plus éclairées.

Le nombre des fruits développés sur chaque plante et le nombre des graines contenues dans chaque fruit sont aussi d'autant plus grands que les plantes se sont développées à une intensité lumineuse plus forte. Sous les éclairements faibles, le nombre des fruits portés par chaque plante est très réduit, mais

le faible développement de l'appareil reproducteur est compensé par la production active de jeunes organes végétatifs.

4° *Pisum sativum.*

L'influence de l'intensité lumineuse sur le développement est très analogue chez le Pois et chez le Radis. La germination du Pois est retardée par la lumière ; l'allongement de la radicule et celui de la tigelle sont d'autant plus rapides que la lumière à laquelle se produit la germination est moins intense. Dans la suite du développement, lorsque les plantes ont épuisé la plus grande partie de leurs réserves et qu'elles assimilent le carbone de l'air, la rapidité de croissance est au contraire plus grande aux éclairements forts qu'aux éclairements faibles ; il existe donc un stade du développement qui est atteint en même temps par les plantules de Pois cultivées aux divers éclairements. A ce moment, quoique tous les individus soient également développés, ils présentent des différences dans leur forme. On voit, en effet (planche IX, stade I), que les tiges atteignent leur longueur maxima à l'obscurité; l'optimum lumineux pour la longueur des racines est représenté par l'éclairement 1 ; pour la longueur des limbes foliaires, il est représenté par l'éclairement 2. La largeur des limbes et la longueur totale des feuilles composées sont à peu près les mêmes aux éclairements 2, 3 et 4, elles sont moindres en 1 et à l'obscurité.

La coloration verte des feuilles est plus foncée sous les éclairements faibles que sous les éclairements forts; la différence de teinte est très marquée entre les feuilles des plantes cultivées en 1 et celles des plantes qui croissent en 5.

Le développement du Pois cesse, à l'obscurité, après que la troisième feuille a commencé à se développer. A l'éclairement 1, les plantes vivent pendant beaucoup plus longtemps; elles croissent lentement, ne produisent pas de fleurs et ne meurent que lorsque les individus cultivés aux éclairements plus intenses sont en pleine floraison. En 2, comme en 3, 4 et 5, les Pois vivent jusqu'à la phase de maturité des fruits.

Les résultats obtenus dans les mensurations opérées sur le Pois, aux divers stades de son développement, sous les cinq éclairements, sont réunis dans le tableau ci-dessous.

PISUM SATIVUM	2 FEUILLES DÉVELOPPÉES — Éclairements 0	1	2	3	4	5	6 FEUILLES DÉVELOPPÉES — Éclairements 0	1	2	3	4	5	FLORAISON — Éclairements 1	2	3	4	5	FRUITS MÛRS — Éclairements 2	3	4	5
Longueur des tiges	**10cm**	5,3	5,2	5,2	4,7	4,7	15,7	15,7	**18,4**	15,5	11,4	10,6	47	**124**	100	84	70	115	**144**	135	76
Longueur des racines	11	**20**	19,2	16,2	14,1	12,6	11,6	20,4	28	29	**32**	30,4	21	28	29	32	**38**	28	30	32	**38**
Longueur des feuilles composées (depuis la base de la gaine jusqu'à l'extrémité de la vrille)	»	2,1	**2,2**	**2,2**	**2,2**	1,9	»	4	**5,5**	**5,5**	4,2	4,2	4,2	20	25	**30**	20	20	25	**30**	20
Longueur des limbes	0,5	1	**1,8**	1,3	1,5	1,4	0,5	2,2	**3**	2,7	2,5	2,4	2,2	**6**	**6**	5	4,4	**6**	**6**	5	4,4
Largeur des limbes	0,3	0,7	**1,2**	**1,2**	**1,2**	**1,2**	0,3	1,8	**2.8**	2,2	2,2	2	1,2	3,5	**4**	3,7	2,1	3,5	**4**	3,7	3,7

Les optima lumineux se déplacent au cours du développement, de 0 à 3 pour la longueur des tiges (planche IX et fig. 17), de 1 à 5 pour celle des racines, et 2 à 3 pour la grandeur des limbes foliaires. A la fin de la période végétative (fig. 17), l'optimum lumineux pour la longueur des tiges et pour la grandeur des limbes est donc représenté par la lumière



Fig. 17. — *Pisum sativum.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4, 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4).

solaire fortement atténuée, tandis que l'éclairement le plus favorable, pour la longueur des racines de même que pour la production de substance fraîche et de substance sèche, correspond à la lumière solaire directe.

Les tiges des Pois sont ramifiées à leur base lorsque le développement a lieu sous les éclairements intenses ; elles sont au contraire généralement simples chez les individus cultivés à une lumière très atténuée. Ces tiges sont dressées jusqu'à la fin de la période végétative lorsque les plantes croissent à la lumière solaire directe, cette variété de Pois étant naine. Sous tous les autres éclairements, les tiges rampent sur le sol : leur inclinaison est d'autant plus grande et se produit d'autant plus tôt que l'éclairement est plus faible.

La racine est plus ramifiée, les feuilles sont plus épaisses, les tubercules développés sur les racines sont plus volumineux et plus nombreux sous les éclairements intenses qu'aux lumières faibles.

Comme pour le Radis, la floraison du Pois se produit plus tôt en 4 qu'en 5. Les plantes développées en 3 et en 5 fleurissent en même temps et éprouvent un retard de trois jours sur celles de 4; en 2 la floraison se produit onze jours après qu'elle a commencé en 4. Le nombre des fleurs est d'autant plus grand que les plantes sont plus éclairées. Celles qui se développent sur les individus cultivés en 2 sont toutes cléistogames.

Comme la floraison, la formation des fruits a lieu plus tôt en 4 qu'en 5 et en 3; elle est très tardive en 2. Quant à la maturation des fruits, elle est plus rapide à l'éclairement le plus intense; les fruits atteignent leur maturité beaucoup plus tôt en 5 qu'en 4, en 4 qu'en 3 et en 3 qu'en 2.

C'est aussi à l'éclairement le plus intense que les fruits portés par chaque pied sont le plus nombreux; le nombre moyen de fruits produits par une plante est de 1 à l'éclairement 2, 7 à l'éclairement 3, 10 à l'éclairement 4, 11 à l'éclairement 5.

Le nombre des graines contenues dans chaque fruit est également plus grand chez les plantes très éclairées que chez celles qui vivent à la lumière atténuée.

On voit donc que, chez le Pois comme chez le Radis, l'optimum lumineux pour la floraison et pour la formation des fruits est représenté par l'éclairement 4, tandis que l'intensité lumineuse la plus favorable pour le nombre des fleurs, le nombre et la maturation des fruits, ainsi que pour la quantité de graines contenues dans chaque fruit, est celle de la lumière solaire directe.

5° *Tropæolum majus.*

Le développement de la Capucine s'arrête, à l'obscurité, lorsque les plantes ont formé leurs deux premières feuilles, lesquelles restent d'ailleurs très réduites. A l'éclairement 1, les plantes ne produisent jamais de fleurs, mais elles vivent encore lorsque les individus cultivés à des éclairements plus intenses ont

atteint la période correspondant à la maturité des fruits. En 2, comme en 3, 4 et 5, les Capucines fleurissent et fructifient.

Le tableau ci-dessous renferme les résultats obtenus dans les mensurations opérées sur des échantillons moyens récoltés, à différents stades du développement, sous les divers éclairements.

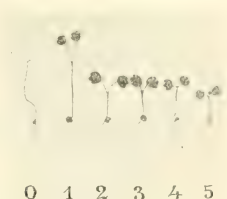


Fig. 18. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées à l'obscurité et aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5, au moment où les deux premières feuilles sont développées (Stade 1).

Les optima lumineux se déplacent, au cours du développement de la Capucine, de 0 à 2 pour la longueur des tiges (fig. 18, 19, 20, 21, 22 et 23), de 3 à 4 pour la longueur des racines, de 3 à 2 pour le diamètre des feuilles et de 1 à 4 pour la longueur des pétioles. A la fin du développement (fig. 22 et 23), c'est à l'éclairement 2 que la longueur de la tige et le diamètre des feuilles atteignent leur maximum. La racine ainsi que les pétioles sont plus longs, et le poids frais est plus considérable à l'éclairement 4 ; enfin le poids sec maximum se trouve chez les plantes cultivées aux éclairements 4 et 5.



Fig. 19. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 1, 2, 3, 4, 5 au moment où elles possèdent six feuilles développées (Stade 2).

La floraison se produit plus tôt en 4 qu'en 5 ; les plantes cultivées sous ce dernier éclairement fleurissent deux jours après celles qui se développent en 4. Les individus qui croissent en 3 fleurissent deux jours après ceux qui sont soumis à l'éclai-

TROPÆOLUM MAJUS	2 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 0	1	2	3	4	5	6 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 1	2	3	4	5
Longueur des tiges.....	13cm,8	11,2	5	4,8	4,8	4,5	33	17	12,5	6	6
Longueur des racines..	4,2	8	8	**11,5**	9	9	16	**21**	**21**	19,5	18
Diamètre des limbes foliaires..............	0,03	1,8	2	**2,3**	1,7	1,5	3,5	**5,2**	3,7	3,6	2,1
Longueur des pétioles..	»	**5**	4,2	2,5	1,9	1,5	**17**	14,3	8,2	8	3,6

TROPÆOLUM MAJUS	PLANTES EN FLEURS Éclairements 1	2	3	4	5	PLANTES EN FRUITS Éclairements 1	2	3	4	5
Longueur des tiges.....	49	**73**	**73**	40	21	49	**112**	75	41	25
Longueur des racines..	16	23	**25**	24	24	16	28	29	**38**	34
Diamètre des limbes foliaires..............	3,5	**6,6**	6,5	6,5	6	3,5	**6,6**	6,5	6,5	6
Longueur des pétioles..	17	17	17	**22**	16	17	17	19	**22**	16

rement 5. Le nombre des fleurs produites par chaque plante est

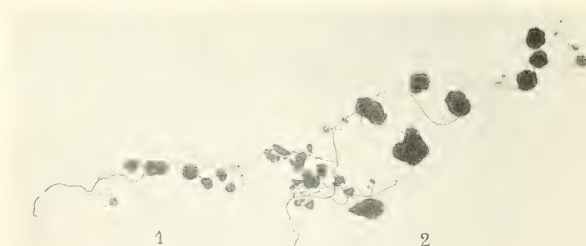


Fig. 20. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 1 et 2, au moment de la floraison (Stade 3).

d'autant plus grand que le développement a lieu à un éclai-

rement plus intense. Les fleurs ont été comptées sur un grand

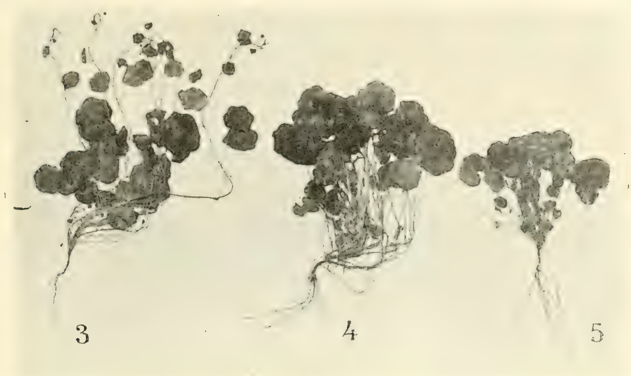


Fig. 21. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 3, 4 et 5, au moment de la floraison (Stade 3, *suite*).

nombre d'individus cultivés aux différents éclairements ; la

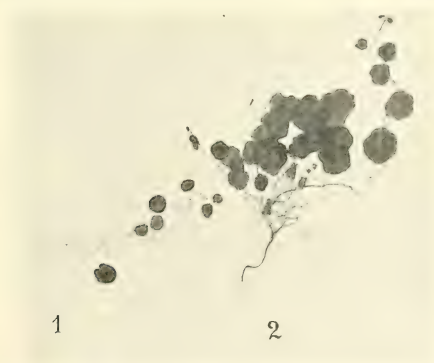


Fig. 22. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 1 et 2, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4).

moyenne du nombre des fleurs pour chaque plante est :

0	fleur sur	les Capucines	cultivées en	1.
2	—	—	—	2.
5	—	—	—	3.
10	—	—	—	4.
15	—	—	—	5.

Les pédoncules des fleurs sont d'autant plus longs que les plantes qui les portent sont moins éclairées. La forme des fleurs est un peu différente dans les divers lots; l'éperon est plus allongé, et les pétales sont sensiblement plus longs et plus larges en 3 qu'en 4, et en 4 qu'en 5.

La tige de la Capucine commence à s'incliner vers le sol, en 1,

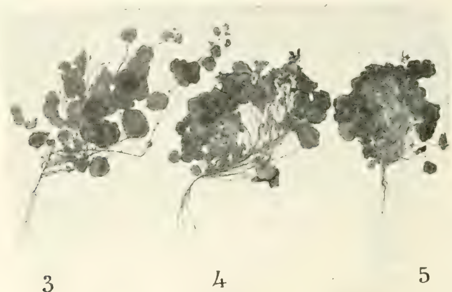


Fig. 23. — *Tropæolum majus.* — Plantes récoltées aux éclairements 3, 4 et 5, au moment où les fruits sont mûrs (Stade 4, *suite*).

dès le début du développement; les individus cultivés à l'éclairement 2 commencent à ramper un peu plus tard; en 3, la tige est un peu moins couchée qu'en 2, même à la fin de la période végétative; elle l'est à peine en 4, et ne l'est pas du tout en 5. Les graines de Capucine qui ont été employées dans ces expériences provenaient de plantes appartenant à une variété naine dont les tiges ne rampent pas lorsqu'elles se développent dans des conditions normales.

6° *Saponaria officinalis.*

A l'éclairement 1, les Saponaires cessent de se développer aussitôt après que leurs cotylédons sont étalés. En 2, les plantes ont atteint, à peu près en même temps qu'en 3, 4 et 5, le premier stade dont je me suis occupé (douze feuilles développées); puis leur croissance s'est ralentie à cet éclairement faible, et elles n'ont jamais atteint le stade 2 (vingt-deux feuilles développées) pendant la première année de culture. La plante qui porte

le n° 2 sur la figure 25 a été récoltée en 2 au moment où les Saponaires, cultivées aux éclairements 3, 4 et 5, étaient au stade 2; elle n'a jamais atteint ce stade et a été seulement rapprochée des individus cultivés aux éclairements plus intenses, pour permettre de comparer son aspect général à celui de ces derniers.

A l'éclairement 3, les Saponaires n'ont pas fleuri au cours de la première année de végétation; en 4 et en 5, la floraison a eu lieu, elle s'est produite trois jours plus tôt en 4 qu'en 5.



Fig. 24. — *Saponaria officinalis*. — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au moment où elles ont douze feuilles développées (Stade 1).



Fig. 25. — *Saponaria officinalis*. — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au moment où vingt-deux feuilles sont développées sur la tige principale (Stade 2).

Les mensurations opérées sur les plantes récoltées sous les différents éclairements, aux divers stades du développement, ont donné les résultats réunis dans le tableau ci-dessous.

Pendant la première partie de son développement, la tige de la Saponaire atteint à peu près la même longueur sous tous les éclairements (fig. 24). Lorsque les plantes ont vingt-deux feuilles développées, leur tige est plus longue en 3 (fig. 25); dans la suite, l'optimum lumineux pour la longueur des tiges se déplace de 3 vers 4. Dès que les plantes sont pourvues de quelques feuilles, leur tige commence à se coucher dans les lots peu éclairés et, à la fin de la première année du développement,

les individus cultivés en 5 sont les seuls qui ne rampent pas sur le sol.

SAPONARIA OFFICINALIS	12 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements				22 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements				FLORAISON Éclairement	
	2	3	4	5	2	3	4	5	4	5
Hauteur des plantes.......	8cm	8	8	8	33	**45**	43	35	**67**	50
Longueur des racines......	7	9,5	19	**27**	28	36	36	**44**	52	**55**
Longueur des feuilles......	2,5	**4**	**4**	**4**	8	**9**	7,7	7	**10,5**	5,5
Largeur des feuilles.......	1	**1,4**	**1,2**	**1,6**	3,2	3,2	3,2	3,2	**3,5**	3,2

Pendant cette première année de végétation, la racine de la Saponaire est toujours plus longue chez les individus cultivés à la lumière solaire directe. L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles subit, au cours du développement, un déplacement de 3 vers 4.



Fig. 26. — *Saponaria officinalis.* — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, au moment de la floraison (Stade 3).

On voit donc que, pour la Saponaire, les optima lumineux sont représentés par des éclairements forts pendant la plus grande partie du développement (première année). Au début de la période végétative, la hauteur des plantes et la grandeur des feuilles atteignent bien leur maximum à l'éclairement 3, mais dès le stade de la floraison, tous les optima sont représentés par les éclairements 4 et 5 : la hauteur des tiges

et la grandeur des feuilles atteignent leur maximum en 4, la longueur et la grosseur des racines, le poids frais des plantes ainsi que leur poids sec l'atteignent à la lumière solaire directe.

7° *Amarantus retroflexus.*

Les graines d'*Amarantus* germent à peu près en même temps à l'obscurité et à des éclairements d'intensité différente. Mais dès que les cotylédons sont débarrassés du tégument séminal, le développement devient

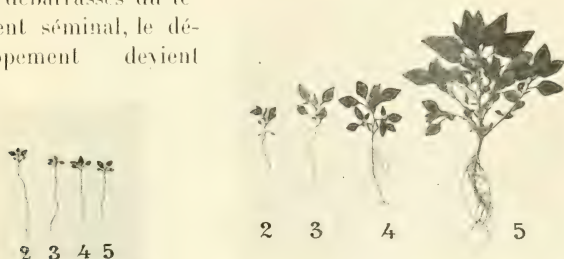


Fig. 27. — *Amarantus retroflexus.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4, 5, au moment où elles ont six feuilles développées (Stade 2).

Fig. 28. — *Amarantus retroflexus.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, au début de leur floraison (Stade 3).

beaucoup plus rapide à la lumière qu'à l'obscurité, et d'autant plus rapide que l'intensité lumineuse est plus forte. Les jeunes

AMARANTUS RETROFLEXUS	6 FEUILLES DÉVELOPPÉES				DÉBUT DE LA FLORAISON				FIN DE LA FLORAISON				PLANTES EN FRUITS	
	Éclairements				Éclairements				Éclairements				Éclairements	
	2	3	4	5	2	3	4	5	2	3	4	5	4	5
Longueur des tiges.	4^c,8	3,2	3	2,8	6	9	9	21	19	21	40	55	41	69
Longueur des racines	5,5	11.5	8,5	8,5	8	12,8	19	24	8	20	25	31	26	31
Longueur des limbes foliaires.....	1,2	1,2	1,7	1,6	2,4	2,6	4,2	5,7	4	4	5,5	5,7	5,5	6,7
Longueur des pétioles	0,4	0,4	0.8	0,7	0,9	1,6	2.8	1	2,6	2,8	3.7	2	3.7	2
Largeur des limbes.	0,7	0,7	1,2	1	1,1	1,6	1,6	2,2	2	2	2,2	2,3	2,2	2,3

plantules meurent, à l'éclairement 1, aussitôt que les cotylédons sont étalés. En 2, comme en 3, 4 et 5, les plantes fleurissent et fructifient.

La floraison se produit en même temps en 4 et en 5 ; elle a lieu avec un retard de quatre jours en 3 et de quinze jours en 2. La mensuration des plantes récoltées sous les cinq éclairements, aux divers stades du développement, a fourni les résultats réunis dans le tableau ci-dessus.



Fig. 29. — *Amarantus retroflexus.* — Plantes récoltées aux éclairements 2, 3, 4 et 5, à la fin de la période de floraison (Stade 4).

Les optima lumineux se déplacent, au cours du développement, de 2 en 5 pour la hauteur des plantes (fig. 27, 28, 29 et 30), de 3 en 5 pour la longueur des racines, de 4 en 5 pour la grandeur des limbes. La longueur des pétioles est à son maximum en 4 pendant tout le développement.

Les optima lumineux sont représentés, pendant la plus grande partie de la vie de l'*Amarantus*, par des éclairements très intenses. Pendant une très courte période qui suit celle de la germination, la longueur des racines, la hauteur des plantes et leur poids frais atteignent leur maximum à des intensités lumineuses assez faibles (2 et 3), mais dès le début de la floraison, les éclairements

optima correspondent déjà, sous tous les points de vue examinés, à des intensités lumineuses fortes (4 ou 5) ; à la fin de la période de végétation, la longueur totale des feuilles est plus grande en 4 ; la hauteur des tiges, la longueur des racines, la largeur des feuilles, le poids frais et le poids sec des plantes atteignent leur



Fig. 30. — *Amarantus retroflexus.* — Plantes récoltées aux éclairements 4 et 5, lorsque les fruits sont mûrs (Stade 5).

maximum à la lumière solaire directe. Sous cette intensité lumineuse, les tiges des *Amarantus* sont plus épaisses, les rameaux secondaires sont plus robustes et plus nombreux. Au moment où les plantes sont en fleurs, ces rameaux sont au nombre de 6 à l'éclairement 3, de 11 à l'éclairement 4, et de 12 à l'éclairement 5.

8° *Salsola Kali.*

La germination des graines de *Salsola Kali* se produit un peu plus rapidement à la lumière solaire directe qu'à l'obscurité. L'action accélératrice de la lumière sur le développement se

fait surtout sentir dès que les plantules ont leurs cotylédons libres. Lorsqu'elles vivent à l'obscurité, elles cessent de croître quand leurs cotylédons sont étalés, et meurent après un temps très court. Les graines germées à l'éclairement 1 développent des cotylédons qui ont une coloration verte à peu près semblable à celle des plantes cultivées aux éclairements intenses; les individus croissant à cette lumière faible meurent dès que leurs cotylédons sont complètement développés. En 2, les *Salsola* vivent pendant un temps un peu plus long; les deux premières feuilles commencent à se montrer entre les deux cotylédons, lorsque les plantes meurent. A l'éclairement 3, les *Salsola* poursuivent leur développement jusqu'à la période correspondant à la maturité des fruits.

Les individus cultivés aux intensités lumineuses 3, 4 et 5 arrivent en même temps au second stade (huit feuilles développées sur la tige principale). Ceux qui croissent en 3 atteignent le troisième stade (seize feuilles développées), cinq jours après ceux qui sont cultivés en 4 et en 5.

Les plantes commencent à fleurir en même temps en 4 et en 5; mais lorsque les inflorescences se forment, ces plantes n'ont pas le même développement dans leur appareil végétatif; ce dernier s'est développé moins vite à l'éclairement 4 qu'à l'éclairement 5. En effet, on compte, au début de la floraison, 14 nœuds chez les plantes développées en 4, et on compte 23 nœuds chez celles qui vivent en 5. J'ai signalé déjà des faits analogues à propos de la Mercuriale.

Quant aux individus cultivés en 3, ils fleurissent dix jours après ceux qui sont soumis à des éclairements plus intenses.

Les mensurations opérées sur des échantillons moyens, récoltés sous les divers éclairements pendant le développement, ont donné les résultats, réunis dans le tableau ci-contre.

Pendant toute la durée du développement du *Salsola*, l'éclairement le plus favorable pour la longueur de la racine, pour la largeur des feuilles et pour la production de substance sèche, est représenté par la lumière solaire directe (S. planche X). La hauteur des plantes et la production de substance fraîche atteignent leur maximum au début du développement

SALSOLA KALI	COTYLÉDONS ÉTALÉS Éclairements 4	5	8 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 4	5	16 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements 3	4	5	FLORAISON Éclairements 3	4	5	PLANTES FLÉTRIES Éclairements 4	5
Hauteur des plantes....	**13cm**	10	13	**15**	13	13,5	**20**	30	33	**49**	33	**55**
Longueur des racines....	12	12	17	**29**	15	23	**45**	13,7	28	**45**	29	**47**
Longueur des feuilles....			1,4	1,4	**1,6**	1,5	1,5	**1,7**	1,5	1,5	1,5	1,5
Largeur des feuilles....	0,1	**0,12**	0,10	**0,12**	0,05	0,10	**0,12**	0,05	0,10	**0,12**	0,10	**0,12**

à l'éclairement 4; mais dès que les *Salsola* ont huit feuilles développées sur leur tige principale, c'est à la lumière solaire directe que la hauteur de leur tige et leur poids frais total sont les plus considérables. Quant à la longueur des feuilles, elle est à peu près la même dans tous les lots de plantes, au début de la période végétative; à partir du moment où les *Salsola* sont pourvus de seize feuilles, ces feuilles sont plus longues à l'éclairement 3 que sous les éclairements 4 et 5.

A la fin de la période végétative du *Salsola*, l'éclairement naturel le plus favorable, à tous les points de vue dont je me suis occupé, est donc représenté par la lumière solaire directe.

9° *Atriplex crassifolia*.

La germination des graines d'*Atriplex crassifolia* est beaucoup plus rapide à la lumière qu'à l'obscurité, et les graines germent d'autant plus vite à la lumière que l'intensité d'éclairement est plus forte. Des semis ayant été faits le même jour et à la même heure, à l'obscurité et à cinq éclairements différents, le temps écoulé jusqu'à la sortie de la radicule a été de 40 jours à l'obscurité, de 30 jours aux éclairements 1 et 2, de 22 jours aux éclairements 3 et 4, de 18 jours à la lumière solaire directe.

Les jeunes plantules meurent, à l'obscurité et à l'éclairement 1, dès que les cotylédons sont étalés. En 2, elles cessent de se développer lorsqu'elles sont pourvues de leurs deux pre-

mières feuilles. En 3, les *Atriplex* croissent jusqu'à la floraison, mais leur développement est très faible et très lent ; on observe, dans leur croissance, un retard vis-à-vis des individus cultivés à des éclairements plus intenses, qui est déjà sensible au premier stade étudié (4 feuilles développées) ; ce retard est beaucoup plus net encore au moment de la floraison, car les plantes cultivées en 3 ne fleurissent que quinze jours après celles qui sont cultivées en 4 et en 5 ; de plus, le nombre des fleurs formées sur ces *Atriplex* développés à un éclairement faible, est extrêmement réduit ; la plupart ne produisent pas de fruits.

La floraison a lieu en même temps en 4 et en 5, mais la maturation des fruits est beaucoup plus rapide sous ce dernier éclairement.

Les mensurations opérées sur les plantes récoltées aux différents stades de leur développement, sous les cinq éclairements, ont donné les résultats réunis dans le tableau ci-dessous.

ATRIPLEX CRASSIFOLIA	4 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements			12 FEUILLES DÉVELOPPÉES Éclairements			PLANTE EN FRUITS Éclairements	
	[illegible]	4	5	3	4	5	4	5
Hauteur des plantes........	**7c,5**	7,2	5	7,5	**20**	16	**48**	26
Longueur des racines......	7,2	**23**	22	7,2	**23**	22	**39**	32
Longueur des feuilles.......	1,3	**2,7**	1,9	1,3	**2,7**	2	**3,3**	2
Largeur des feuilles........	0,5	**1**	0,9	0,5	**1,3**	1	**1,6**	0,5

On voit que presque tous les optima lumineux correspondent à l'éclairement 4, et se maintiennent à cette intensité lumineuse pendant toute la durée du développement ; seul, celui qui correspond à la hauteur des plantes est en 3 au début de la végétation, et se déplace vers 4 dans la suite (A. Planche X).

10° *Solanum tuberosum*.

Des tubercules de Pomme de terre de même poids ont été plantés le même jour, et sous une même épaisseur de terre, aux différents éclairements ; les premières pousses sont ap-

parues à la surface du sol à peu près en même temps dans les divers lots. Après quelques jours, on pouvait déjà constater des différences sensibles dans l'aspect général des parties aériennes. Leur coloration verte était plus foncée sous les éclairements faibles qu'aux intensités lumineuses fortes ; la longueur des tiges était d'autant plus grande que l'éclairement était moins intense. Les jeunes pousses, en 1 et 2, s'inclinaient vers le sol, tandis que celles qui étaient soumises à des éclairements plus forts restaient verticales.

La floraison s'est produite quatre jours plus tôt en 4 qu'en 5, et dix jours plus tôt en 4 qu'en 3 ; aucune fleur ne s'est développée en 2 ni en 1. Des mensurations ont été opérées à ce moment sur les parties aériennes et ont donné les résultats suivants :

SOLANUM TUBEROSUM	ECLAIREMENTS				
	1	2	3	4	5
Longueur des tiges........	**93**^{cm}	65	65	46	43
Longueur des pétioles.....	**1,6**	1	1	0,8	0,8
Longueur des limbes......	0,6	6,5	**5,2**	5	5
Largeur des limbes........	3,6	**4,5**	4	3	2,8

On voit donc, d'après ces chiffres, de même que par l'examen



Fig. 31. — *Solanum tuberosum.* — Parties aériennes des plantes cultivées aux éclairements 1, 2 et 3, récoltées au moment de la floraison.

des figures 31 et 32, qu'au moment de la floraison, les tiges et les pétioles de Pomme de terre sont d'autant plus longs qu'ils

se sont développés à un plus faible éclairement; quant aux limbes foliaires, ils atteignent leur grandeur maxima à l'éclairement 2.

En 1, les tiges rampent sur toute leur longueur; en 2, elles sont plus rigides et moins couchées; la reptation est encore moins forte en 3; en 4, les tiges sont seulement légèrement courbées à la base et se dressent ensuite; enfin en 5 elles sont absolument verticales.



Fig. 32. — *Solanum tuberosum.* — Parties aériennes des plantes cultivées aux éclairements 4 et 5, récoltées au moment de la floraison.

L'arrêt du développement des organes aériens de la Pomme de terre et leur dessiccation se sont produits en même temps en 3, 4 et 5; huit jours plus tard en 2, et vingt jours plus tard en 1.

Les tubercules développés dans les divers lots ont été récoltés et pesés. Le tableau suivant indique les poids et les nombres moyens des tubercules correspondant à un pied cultivé sous chacun des éclairements, ainsi que leur teneur en eau.

Éclairements	1 :	2 :	3 :	4 :	5 :
Nombre de tubercules	1	6	12	12	**14**
Poids frais de ces tubercules	0 gr 63	140 gr	514 gr	724 gr	**917** gr
Poids sec	0 gr 11	11 gr	125 gr	175 gr	**211** gr
Teneur en eau de 100 gr de tubercules frais	83 p. 100	**93 p. 100**	76 p. 100	76 p. 100	77 p. 100

On voit que le nombre des tubercules, leur poids frais, et leur poids sec, sont d'autant plus grands que les plantes qui les ont produits se sont développées à éclairement plus intense. La teneur en eau des tubercules est à peu près la même sous les trois éclairements les plus forts; elle est plus élevée chez ceux qui proviennent de plantes cultivées aux intensités lumineuses faibles.

Les Pommes de terre qui ont été étudiées dans ces expériences appartiennent à une variété dont les tubercules sont colorés superficiellement en rose. En pratiquant une section transversale dans ces tubercules, on constate que la coloration s'étend dans les tissus profonds, en perdant peu à peu de son intensité ; les parties centrales sont très faiblement colorées. La culture à des intensités lumineuses différentes influe sur la coloration de ces tubercules. Chez les individus cultivés en 1, la surface est très faiblement teintée de rose et les tissus internes sont absolument blancs. Les parties superficielles sont colorées un peu plus fortement chez les tubercules développés en 2, mais les parties internes sont encore parfaitement blanches. En 3, 4 et 5, les tubercules ont une surface plus colorée que celle des mêmes organes formés en 2, leurs tissus profonds sont colorés en rose à peu près également dans ces 3 lots.

Les tubercules provenant des plantes développées sous les cinq éclairements s'étant constitués à des profondeurs semblables, c'est dans les différences des conditions d'éclairement dans lesquelles se sont développées les parties vertes des plantes qui les ont produits, qu'il faut rechercher les raisons de leur coloration différente. Les composés qui se constituent dans les organes verts sont de nature différente suivant l'éclairement auquel sont soumis ces organes ; peut-être est-ce l'état d'oxydation de ces composés qui diffère dans les divers lots de plantes ; en tout cas, il semble bien que ce soit à la différence de constitution des composés élaborés dans les parties vertes, qu'il faille attribuer ici la différence de coloration des organes souterrains.

11° *Teucrium Scorodonia.*

Comme je l'ai dit plus haut, toutes les plantes dont il a été question jusqu'ici appartiennent à des espèces qui, dans les conditions naturelles, sont habituées à se développer à la lumière solaire directe ou assez peu atténuée ; des expériences ultérieures, conduites dans le même sens que celles-ci, porteront sur des espèces vivant dans la nature à un éclairement plus

faible, et adaptées par conséquent à la vie à l'ombre. J'ai toutefois cultivé une de ces dernières dans les mêmes conditions d'éclairement que les dix espèces dont il a été question jusqu'ici, pour permettre d'entrevoir de quelle nature sont les différences entre le développement des plantes sciaphiles et celui des plantes sciaphobes, sous les divers éclairements.



Fig. 33. — Photographies montrant l'action inverse d'éclairements de plus en plus intenses, 2, 3, 4, 5, d'une part sur une plante T adaptée à l'ombre (*Teucrium Scorodonia*), et d'autre part sur une plante A adaptée à un fort éclairement (*Amarantus retroflexus*).

J'ai réuni ci-contre deux photographies dont l'une représente le *Teucrium Scorodonia* (fig. 33) (plante sciaphile), récolté vers la fin de sa première année de végétation, et l'*Amarantus retroflexus* (plante sciaphobe), récolté à la même époque que le précédent. On voit que les modifications déterminées par la variation de l'éclairement dans la forme des plantes ont été produites exactement en sens contraire chez ces deux espèces.

Parmi les quatre éclairements auxquels ont été cultivées ces

plantes, celui qui correspond à l'intensité lumineuse la plus faible représente l'éclairement qui convient le mieux pour la hauteur de la tige, la longueur de la racine, la grandeur des feuilles, le poids frais et le poids sec, chez le *Teucrium Scorodonia*, tandis que c'est l'éclairement le plus intense qui est le plus favorable à ces divers points de vue pour l'*Amarantus retroflexus*.

IV. — RÉSUMÉ ET DISCUSSION DES RÉSULTATS.

I. — Variation de l'optimum lumineux au cours du développement. — *Si l'on considère, chez une plante donnée, l'influence exercée par la lumière sur un phénomène physiologique déterminé, on constate que l'éclairement le plus favorable à la production de ce phénomène n'est pas le même à tous les stades du développement de la plante étudiée. En d'autres termes, l'optimum lumineux, pour ce phénomène, n'est pas représenté par la même intensité lumineuse pendant toute la vie de la plante. D'une manière générale, cette intensité optima est faible pendant les premiers stades du développement, et correspond à des éclairements de plus en plus forts à mesure que la plante vieillit.*

On voit donc que si l'on étudie, à divers éclairements, un phénomène déterminé, dans une espèce végétale donnée, on ne peut caractériser physiologiquement cette espèce par un seul optimum de lumière correspondant au maximum d'intensité de ce phénomène. Il est nécessaire, si l'on veut représenter l'influence de la lumière sur ce phénomène, de figurer, pour cette espèce, la variation des optima aux divers stades du développement. C'est cette courbe de la variation des optima qui est la caractéristique physiologique de l'espèce, au point de vue du phénomène étudié. La figure obtenue, en représentant graphiquement cette variation, indique par son aspect le genre d'adaptation à la lumière de l'espèce considérée.

II. — Les courbes de variation des optima lumineux sont différentes pour les divers phénomènes physiologiques. — *La courbe de variation des optima lumineux est différente, pour une même plante, suivant le phénomène physiologique que l'on considère.* Nous allons voir, en étudiant les divers points de vue auxquels

je me suis placé dans ces recherches, quelles sont les différences qui existent entres ces courbes.

J'ai résumé dans les courbes qui sont figurées ci-après, la plupart des résultats obtenus dans mes recherches. J'ai porté en abscisses les éclairements auxquels les divers phénomènes ont atteint leur maximum d'intensité, et en ordonnées, les stades du développement auxquels ces phénomènes ont été étudiés (1). Les optima lumineux étant identiques, pour plusieurs phénomènes, pendant une partie ou même parfois pendant la totalité du développement, j'ai indiqué l'emplacement des optima par des cercles au milieu desquels se trouvent des traits en nombre égal à celui des phénomènes qui ont leurs optima lumineux situés en ces points. Tous les optima correspondant à un même phénomène sont réunis par une ligne, mais lorsque les lignes correspondant à plusieurs phénomènes coïncident entre elles, je n'en ai figuré qu'une, en indiquant à côté d'elle, le nombre des lignes qu'elle représente, par un nombre égal de flèches; j'ai aussi indiqué à quel phénomène chaque ligne correspond au moyen d'une lettre placée à la base de la flèche qui la représente.

1°. Poids sec absolu. — *L'éclairement auquel le poids de la substance sèche totale atteint son maximum varie, au cours du développement, pour le Blé, la Mercuriale, le Radis, le Pois, la Capucine et l'*Amarantus ; *il reste constant, au contraire, pour la Saponaire, le* Salsola *et l'*Atriplex.

L'optimum lumineux, pour le poids sec des plantes appartenant à la première de ces deux séries, a pu être déterminé, au début du développement, cet optimum étant représenté pendant cette période par un éclairement plus faible que celui de la lumière solaire directe. Il correspond à une lumière très atténuée (éclairement 2) pour le Blé, le Radis et le Pois, et à une lumière faiblement atténuée (éclairement 4), pour la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*.

(1) On peut ainsi se rendre compte: 1° de la variation de l'optimum lumineux pour chacun des phénomènes qui ont été étudiés (en suivant les courbes qui représentent ces variations); 2° de la valeur des optima lumineux à un stade déterminé du développement, pour les différents phénomènes considérés (en suivant les lignes pointillées horizontales).

L'optimum lumineux pour le poids sec, à la fin du développement, n'a pu être déterminé que pour le Blé et la Capucine; chez le Blé, il est représenté par l'éclairement 4 (lumière solaire faiblement atténuée) et chez la Capucine, par les éclairements 4-5. Les quatre autres espèces étudiées, présentant à la fin du développement leur maximum de substance sèche à la lumière solaire directe, ont par conséquent, au point de vue du poids sec, un optimum lumineux qui correspond à un éclairement égal ou supérieur à celui de la lumière solaire directe; cet

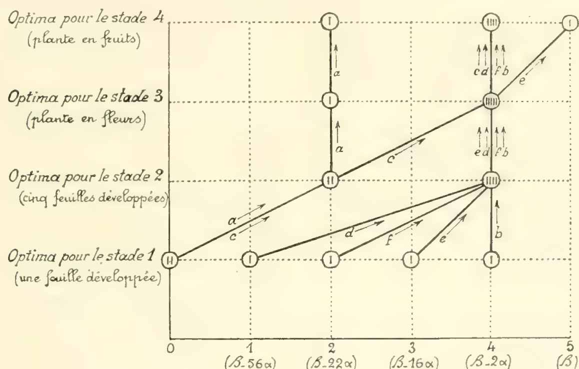


Fig. 34. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Triticum vulgare*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

optimum n'a donc pu être déterminé exactement, l'éclairement le plus intense dont je disposais étant précisément représenté par la lumière solaire directe. On peut donc dire seulement que, pour la Mercuriale, le Radis, le Pois et l'*Amarantus*, l'optimum lumineux pour le poids sec était représenté pendant les derniers stades du développement par un éclairement égal ou supérieur à celui de cette lumière solaire directe.

On voit que l'optimum lumineux pour le poids sec a subi des variations très importantes au cours du développement, chez le Radis et le Pois, des variations plus faibles chez le Blé et

plus faibles encore chez la Mercuriale, la Capucine et l'*Amarantus*.

La seconde série de plantes (chez lesquelles l'éclairement le plus favorable pour le poids sec ne présente aucune variation au cours du développement), renferme la Saponaire, le *Salsola* et l'*Atriplex*. Pour ces trois espèces, qui sont habituées à vivre dans la nature à un éclairement très intense, l'éclairement le plus favorable correspond à la lumière solaire directe. Il a donc été impossible, pour les raisons déjà indiquées précédemment, de déterminer l'optimum lumineux pour le poids sec chez ces trois plantes, et de rechercher si cet optimum subissait des variations au cours du développement; on peut dire seulement que pendant toute la durée de la vie de ces végétaux, l'éclairement optimum pour le poids sec est égal ou supérieur à celui de la radiation solaire directe.

Ce qui vient d'être dit pour le poids sec des plantes entières, chez les neuf espèces étudiées, est également vrai pour celui des parties aériennes considérées en particulier. Il n'en est pas de même pour le poids sec des parties souterraines prises à part. *Dans la plupart des cas, lorsque l'optimum lumineux pour le poids sec de la partie aérienne des plantes est représenté par la lumière solaire atténuée, c'est à un éclairement plus intense que celui qui correspond à cet optimum que la partie souterraine des plantes atteint son poids sec maximum.*

Le poids sec des fruits atteint aussi son maximum à un éclairement supérieur à celui auquel le poids sec de la plante entière est le plus élevé. Pour toutes les plantes étudiées, c'est à la lumière solaire directe, que ce maximum est atteint.

2° Augmentation du poids sec aux divers stades. — L'éclairement auquel est atteint le maximum de poids sec absolu, pour une plante prise à un certain stade de son développement, ne correspond pas toujours à celui auquel l'*augmentation* du poids de substance sèche, depuis le stade précédent, a été le plus considérable

La courbe de variation des optima lumineux pour l'augmentation du poids sec coïncide à peu près avec celle de la variation des optima pour le poids sec absolu, chez toutes les plantes étudiées,

quant aux premiers stades du développement ; mais, pour certaines espèces, ces deux courbes diffèrent l'une de l'autre dans la partie qui correspond à la fin du développement. Pour la Mercuriale et l'*Atriplex* (fig. 35 et 42) par exemple, tandis que le poids sec de la plante entière est à son maximum à la lumière solaire directe, au moins pour tous les stades compris entre le début de la floraison et la fin du développement, l'augmentation de ce poids sec entre les deux derniers stades étudiés (pendant la maturation des fruits) est plus considérable à la lumière atténuée :

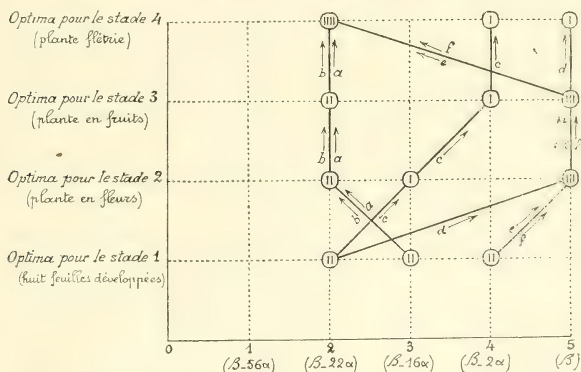


Fig. 35. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Mercurialis annua*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles ; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles ; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges ; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines ; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche ; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

en 2 pour la Mercuriale, et en 4 pour l'*Atriplex*. La différence existant entre les deux courbes est due à ce que chez la Mercuriale et l'*Atriplex*, le poids de la substance sèche étant de beaucoup supérieur au moment de la floraison chez les individus cultivés à l'éclairement 5, ce poids conserve sa supériorité chez ces plantes jusqu'à la fin du développement, quoique, pendant la dernière phase de végétation, l'augmentation de la quantité de substance sèche soit plus considérable chez les individus cultivés à une intensité lumineuse moindre.

Cette plus grande production de substance sèche, constatée

pendant les derniers stades de leur développement chez la Mercuriale et l'*Atriplex* qui sont cultivés à des lumières atténuées, peut s'expliquer par une adaptation tardive des plantes à la lumière faible dans laquelle elles se développent. Il se peut que l'appareil chlorophyllien parvienne après un certain temps à s'organiser pour utiliser, dans les meilleures conditions possibles, la lumière faible qui est à sa disposition. En tout cas, il existe une autre cause qui joue un rôle prépondérant dans ce phénomène : les individus qui se développent sous les éclairements intenses, constituent, au moment de la floraison, une quantité importante de fleurs et de fruits et un nombre très faible ou même nul de nouvelles feuilles et de jeunes pousses ; ceux qui croissent à une lumière convenablement atténuée ne forment au contraire qu'une très faible proportion d'organes reproducteurs, et emploient la plus grande partie des composés élaborés dans leurs parties vertes à constituer de jeunes pousses et de nouvelles feuilles ; il en résulte, chez les individus cultivés à la lumière atténuée, un accroissement considérable de la surface assimilatrice ainsi que de l'énergie assimilatrice, tandis que chez les plantes vivant à des éclairements intenses, l'accroissement de la surface assimilatrice est très faible ou même nul, et l'énergie assimilatrice des organes verts se ralentit progressivement avec l'âge. Toutefois, chez les plantes qui présentent des différences considérables dans la surface assimilatrice, suivant l'éclairement auquel elles croissent, l'augmentation de cette surface ainsi que de l'énergie assimilatrice, à la fin de la période végétative, chez les individus cultivés sous les éclairements faibles, n'est pas suffisante pour que la production de substance sèche chez ces plantes peu éclairées devienne supérieure à celle qui a lieu chez les individus croissant à des éclairements plus intenses ; on comprend donc que pour ces espèces la courbe des optima lumineux, pour la production de la substance sèche, ne s'abaisse pas à la fin du développement.

Les variations de la fin de la courbe des optima lumineux pour la production de la substance sèche, chez les différentes plantes étudiées, étant ainsi expliquées, comment peut-on rendre compte des variations du début de cette courbe ?

Considérons par exemple le Pois (fig. 37), au commencement de son développement, entre le moment où la graine a germé et celui où les deux premières feuilles ont achevé de se développer. Pendant cette période, la production de la substance sèche atteint son maximum d'activité chez les plantes cultivées à une lumière très faible (éclairement 2) ; il faut donc en conclure que l'assimilation du gaz carbonique de l'air et des composés

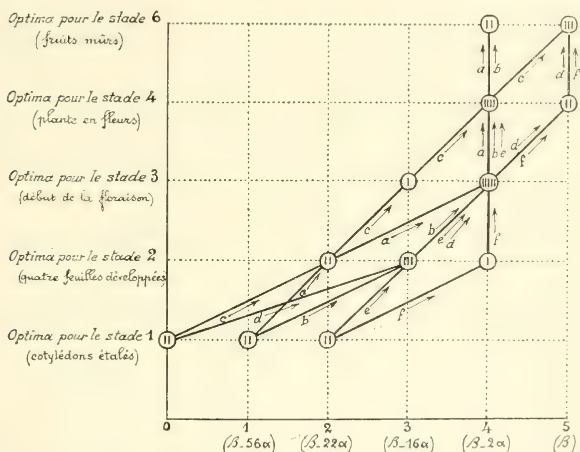


Fig. 36. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Raphanus sativus*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

contenus dans le sol a été plus considérable à cette intensité lumineuse qu'à toutes les autres. La détermination de la substance sèche à un stade plus avancé (lorsque les plantes ont 6 feuilles développées) montre que la production de cette substance a été beaucoup plus active, depuis le stade précédent, chez les plantes cultivées à l'éclairement 4.

La récolte des Pois ayant atteint le premier stade a été faite le 22 Avril; celle des individus arrivés au deuxième stade a eu lieu le 9 Mai. Le tableau (page 114), indiquant la proportion

des jours ensoleillés pour la totalité des jours de chaque mois, montre que cette proportion est restée la même pendant les mois d'Avril et de Mai; par conséquent, c'est bien l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche qui a varié chez le Pois entre le moment où les jeunes plantes ont deux feuilles développées et celui où elles sont pourvues de six feuilles. Cherchons à quelles causes on peut attribuer cette variation.

La différence de surface assimilatrice ne peut être invoquée, car les mensurations opérées sur le Pois, ainsi que l'examen des figures représentant le stade 1 et le stade 2 (planche IX), nous montrent que la surface des feuilles, qui atteint son maximum en 2 au stade 1, est également beaucoup plus grande chez les individus cultivés en 2 que chez ceux qui sont cultivés en 4, au stade suivant; par conséquent, on ne peut expliquer par la différence de surface assimilatrice, que l'augmentation du poids sec qui était à son maximum en 2 au stade 1, soit à son maximum en 4 au stade 2, le maximum de surface assimilatrice étant atteint, pendant toute cette période, chez les individus cultivés en 2.

C'est donc dans la variation, aux différents stades du développement, de l'intensité de l'assimilation du carbone de l'air par unité de surface, et de celle des composés du sol, qu'il faut rechercher la cause de la variation de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche au cours du développement. Mais nous nous trouvons alors en face d'un problème de physiologie au sujet duquel de nombreuses recherches ont été faites, et dont la solution nous est encore inconnue : quels sont, chez les végétaux verts, les facteurs qui règlent l'intensité de la fonction chlorophyllienne? Griffon (1) a montré que lorsque le milieu modifie la teinte verte des feuilles, les variations dans l'intensité de la fonction chlorophyllienne, pour la même espèce végétale, s'expliquent assez bien en tenant compte de la structure anatomique de ces feuilles, mais dans beaucoup de cas, la constitution histologique aussi bien que la concentration de la chlorophylle dans les organes verts, ne peuvent seules expliquer

(1) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. X, p. 1).

les différences constatées dans l'intensité d'assimilation : il existe d'autres facteurs qui peuvent faire varier le phénomène chlorophyllien.

Parmi ces facteurs, Griffon (1) signale les suivants : 1° la nature propre des chlorophylles selon les espèces ; 2° l'activité particulière du protoplasme des chloroleucites qui intervient dans le phénomène assimilateur, soit directement, soit par l'intermédiaire d'une diastase.

Pour tenir compte de ces derniers facteurs dans l'interpré-

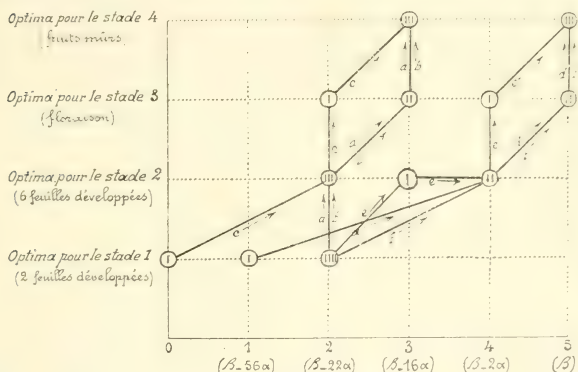


Fig. 37. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Pisum sativum*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des limbes; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des limbes; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la hauteur des tiges; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines ; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

tation de mes expériences, il faudrait donc admettre que la nature de la chlorophylle, ainsi que les propriétés du protoplasme des chloroleucites, varient d'une manière notable pendant le cours du développement. Il paraîtrait plus admissible de faire intervenir surtout, dans les variations observées ici, les modifications de la structure anatomique qui se produisent certainement pendant le développement, ainsi que la variation subie par la concentration de la chlorophylle. Les résultats

(1) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia*, n° 10.

obtenus dans mes recherches montrent, comme je le ferai remarquer plus loin, que l'optimum lumineux pour l'assimilation chlorophyllienne varie au cours du développement, pour la plupart des espèces considérées. Il est permis de supposer que l'étude comparée de l'assimilation, de la production de substance sèche, de la concentration de la chlorophylle, et de la structure anatomique, pendant les différentes phases du développement d'une même espèce végétale à des intensités lumineuses différentes, donnerait des renseignements intéressants sur les agents qui règlent l'intensité de l'assimilation. Cette dernière atteignant son maximum à des éclairements différents chez une même espèce, suivant que le développement est plus ou moins avancé, il serait nécessaire de déterminer quels sont les phénomènes pour lesquels les optima lumineux varient dans le même sens que celui qui correspond à l'assimilation.

Nous avons vu que Lubimenko a conclu de ses recherches que la production de la substance sèche augmente avec la lumière absorbée par la feuille, jusqu'à un certain maximum, et diminue ensuite quand la quantité de lumière absorbée continue à augmenter; la lumière solaire directe aurait donc une action retardatrice sur la production de la substance sèche chez la plupart des plantes étudiées par cet auteur, la production maxima ayant lieu à la lumière du jour fortement atténuée; quelques espèces seulement, pauvres en chlorophylle, produisent leur maximum de substance sèche à la lumière du jour peu atténuée ou même non atténuée. Lubimenko fait encore remarquer que l'action retardatrice de la lumière pour l'énergie assimilatrice commence à se manifester à un éclairement beaucoup plus fort que pour la production de substance sèche; il admet, d'une façon générale, qu'au point de vue de l'assimilation du carbone atmosphérique, il y a un excès de lumière dans la nature pour beaucoup de plantes de nos climats. L'excès de lumière est, par conséquent, beaucoup plus grand encore pour la production de substance sèche.

La méthode employée par Lubimenko consistait à mesurer l'augmentation de poids sec chez des jeunes plantes, après leur germination sous des intensités lumineuses différentes. L'examen des courbes figurées plus haut montre que la production de la

substance sèche, chez des plantes aussi jeunes que celles sur lesquelles Lubimenko a fait ses déterminations, a atteint son maximum à une lumière fortement atténuée, pour les espèces qui se développent dans la nature à une lumière solaire moyenne ; seules, les espèces qui vivent habituellement à une lumière très intense (plantes du littoral par exemple) ont, dans leur jeune âge, un optimum lumineux pour la production de substance sèche, représenté par la lumière solaire directe. Les résultats obtenus dans cette partie de mes recherches confirment donc entièrement ceux auxquels ont abouti les recherches expérimentales de Lubimenko ; mais, l'étude des plantes dans la suite de leur développement, m'a montré que l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche ne reste pas le même pendant toute la durée de la végétation ; il correspond, comme je l'ai dit plus haut, à des éclairements de plus en plus intenses à mesure que la plante vieillit ; pour les espèces qui vivent habituellement à la lumière solaire directe, l'intensité lumineuse la plus favorable à la production de la substance sèche correspond, pour la fin du développement, à l'éclairement solaire le plus intense. Les espèces qui vivent habituellement à la lumière solaire atténuée, telles que le Blé, dont les pieds sont, dans les champs, très rapprochés les uns des autres, et se protègent mutuellement contre la radiation solaire directe, la Capucine, cultivée dans les jardins, ont à la fin de leur développement un optimum lumineux représenté par la lumière du jour légèrement atténuée ; enfin les plantes habituées à vivre dans l'ombre des bois (*Teucrium Scorodonia*) ont, à la fin de leur première année de végétation, un optimum lumineux représenté par un éclairement très faible.

Quoique l'étude des stades jeunes m'ait fourni des résultats semblables à ceux de Lubimenko, mes conclusions diffèrent donc de celles de cet auteur à cause des faits nouveaux que l'étude de l'influence de la lumière sur le développement complet de différentes espèces végétales m'a permis de mettre en évidence :

Au point de vue de la production de la substance sèche, la lumière à laquelle les plantes sont habituées à vivre dans la nature repré-

sente l'éclairement qui leur est le plus favorable, au moins dans la dernière période de leur développement.

3° Assimilation chlorophyllienne. — Ce que j'ai appelé le poids sec absolu, c'est-à-dire le poids sec de la plante à un stade déterminé et pour un éclairement donné, représente, si on en retranche le poids sec de la graine, la quantité totale de substance qui a été incorporée à la plante, depuis qu'elle a germé, ou ce que j'appellerai pour abréger l'*augmentation totale*. L'augmentation totale est le résultat de deux phénomènes physiologiques différents : le premier est la résultante de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration, le second est l'absorption par les racines. Or, on sait que ces deux phénomènes ont une part extrêmement inégale dans cette augmentation totale, la part qui provient de l'absorption radiculaire n'en étant qu'une fraction assez faible.

Par conséquent, l'augmentation totale mesure le résultat global des échanges d'oxygène et de gaz carbonique depuis la germination jusqu'au stade considéré à une fraction près qui est égale à la petite augmentation de poids due à l'absorption par les racines.

Si maintenant on considère par exemple le rapport des augmentations totales pour le même stade à deux éclairements, ce rapport ne sera pas très différent du rapport des résultats de l'assimilation chlorophyllienne seule pour ce même stade et à ces deux éclairements. En effet, la différence d'absorption par les racines et la différence de respiration dans les deux cas sont assez faibles par rapport à la différence d'assimilation chlorophyllienne.

Les mêmes considérations s'appliqueraient, en général, à la comparaison de la même plante au même éclairement et à deux stades de son évolution. Par suite, le rapport entre deux augmentations de poids sec d'un stade à un autre, pour un même éclairement, représente aussi très sensiblement le rapport des résultats de l'assimilation chlorophyllienne entre ces deux stades.

En somme, d'après ce qui vient d'être dit, toutes les conclusions énoncées dans le paragraphe précédent relativement

aux rapports des poids secs ou encore des augmentations de poids sec d'un stade à un autre, à divers éclairements, peuvent s'appliquer aux rapports des résultats de l'assimilation chlorophyllienne dans les mêmes conditions.

4° Poids frais absolu — *La courbe de variation de l'optimum lumineux au point de vue du poids frais, pour chacune des plantes étudiées, coïncide le plus souvent avec celle qui correspond au poids sec. De très légères différences ont été constatées chez le Blé, le*

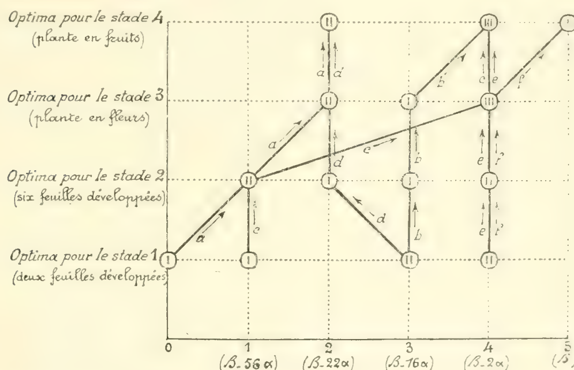


Fig. 38. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Tropæolum majus*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des pétioles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour le diamètre des limbes; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

*Radis, le Pois, l'*Amarantus, *le* Salsola *et l'*Atriplex; *à certains stades du développement de ces plantes, la courbe de variation de l'optimum pour le poids frais passe par des éclairements plus faibles que ceux par lesquels passe la courbe des optima pour le poids sec.* Ces différences sont dues à ce que, dans certaines limites d'éclairement, le poids sec diminue quand l'intensité lumineuse s'affaiblit, tandis qu'au contraire la teneur en eau augmente à mesure que cette intensité diminue; il en résulte que si, à mesure que l'éclairement devient de moins en moins intense, le poids

sec subit une faible diminution et que la teneur en eau augmente d'une manière considérable, le poids frais atteindra son maxmum à une lumière faible, tandis que le maximum de poids sec correspondra à une intensité lumineuse plus forte.

5° AUGMENTATION DU POIDS FRAIS AUX DIVERS STADES. — *La courbe de variation de l'optimum pour la production de substance fraîche coïncide aussi à peu près avec celle qui est relative à la production de substance sèche. Quand il existe des différences entre les deux courbes, elles correspondent généralement à la fin du développement des plantes, et elles sont dues à la déshydratation intense que subissent tous les organes, dans cette période de leur vie.* Cette déshydratation étant d'autant plus sensible que l'éclairement auquel les plantes se développent est plus intense, il en résulte qu'aux intensités lumineuses fortes, on constate souvent, à la fin de la période végétative, une perte de poids frais tandis que le poids sec continue à augmenter ; l'augmentation maxima de substance fraîche n'a donc pas lieu, à ce stade, au même éclairement que l'augmentation maxima de substance sèche.

6° TENEUR EN EAU. — *La teneur en eau des tissus est d'autant plus grande que les plantes sont cultivées à une intensité lumineuse plus faible.* Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Berthelot dans son étude sur le *Cynosurus cristatus* développé à l'ombre et au soleil, ainsi qu'avec ceux obtenus par Jumelle dans ses recherches sur la variation de la teneur en eau au cours du développement des plantes annuelles à la lumière et à l'obscurité. Ils sont également en accord avec les conclusions de Lubimenko ; ce dernier auteur a constaté en effet que, d'une manière à peu près générale, le rapport entre le poids de la substance sèche et celui de la substance fraîche diminue avec l'éclairement.

Quel que soit l'éclairement auquel les plantes se développent, pour la plupart des espèces, la teneur en eau des tissus augmente peu à peu depuis le moment où les graines germent jusqu'à un stade voisin de celui de la floraison. A partir de ce stade, jusqu'à la fin du développement, la teneur en eau des tissus devient de plus en plus faible. Ces résultats confirment complètement ceux

qui ont été obtenus par Jumelle dans les recherches précédemment citées.

Le rapport de la proportion d'eau contenue dans les parties aériennes, à celle des organes souterrains, n'est pas le même à tous les stades du développement. Chez les espèces qui vivent dans la nature à un éclairement intense (Saponaire, Salsola, Atriplex) *la teneur en eau des racines est moins grande que celle de l'appareil aérien pendant tout le développement, et quel que soit l'éclairement auquel on cultive ces plantes. Chez le Radis, plante à tubercule, on constate le phénomène contraire; la racine est plus riche en eau que l'appareil aérien. Chez toutes les autres espèces étudiées, la teneur en eau de la racine est plus forte que celle de l'ensemble de la tige, des feuilles, et des organes reproducteurs, au début du développement; tandis qu'au contraire, à partir d'un stade plus ou moins avancé suivant les espèces jusqu'à la fin de la période végétative, la racine est moins riche en eau que l'appareil aérien.*

7° Germination. — Parmi les graines sur lesquelles ont porté mes expériences, les unes, comme celle de *Triticum* et d'*Amarantus*, germent aussi vite à la lumière qu'à l'obscurité; d'autres, telles que celles de *Mercurialis*, de *Raphanus* et de *Pisum*, germent moins vite à la lumière qu'à l'obscurité; enfin d'autres encore, comme celles de *Salsola* et d'*Atriplex*, germent plus vite à la lumière qu'à l'obscurité.

Parmi ces différentes espèces, les cinq premières sont représentées par des plantes qui, dans la nature, vivent habituellement à une lumière moyenne, tandis que les plantes appartenant aux deux dernières croissent sur le littoral où elles sont exposées à une lumière très vive. On remarque que, *sur les graines des plantes se développant à un éclairement moyen, la lumière a une action retardatrice ou n'a aucune action, tandis qu'elle a une influence accélératrice sur les graines de plantes adaptées à un éclairement intense.* Ces résultats sont à rapprocher de ceux qui ont été obtenus récemment par Lubimenko dans ses recherches sur l'influence de l'éclairement sur le développement des fruits. Cet auteur a montré que c'est à l'obscurité ou à la lumière d'intensité égale à celle sous laquelle les graines se développent, que leur germination atteint le maximum de rapidité.

8° Développement de l'appareil végétatif. — Tiges et racines : *L'éclairement optimum pour l'allongement des tiges et des racines n'est pas le même aux différents stades du développement. Pour les plantes habituées à vivre à un éclairement moyen, c'est l'éclairement le plus faible qui, au début du développement, est le plus favorable à cet allongement ;* on voit par exemple que la tige ainsi que la racine du Radis et du Pois atteignent leur maximum de longueur, au début du développement, à l'obscurité ou à l'éclairement 1 (fig. 36 et 37) ; sous les autres intensités lumineuses, la hauteur des tiges et la longueur des racines sont d'autant plus réduites que l'éclairement est plus intense. *Chez les plantes habituées à vivre à une lumière intense* (Salsola, Atriplex), *l'optimum lumineux pour l'allongement des tiges et des racines se trouve déjà représenté par une lumière très forte lorsque les plantes sont jeunes, et se maintient très élevé chez ces sujets jusqu'à la fin du développement* (fig. 41 et 42).

Chez les plantes vivant dans la nature à un éclairement moyen, l'optimum pour l'allongement des tiges et des racines, se déplace dès les premiers stades du développement vers des intensités lumineuses plus fortes ; d'autre part, celui qui correspond à l'allongement des tiges ne reste pas semblable à celui qui correspond à l'allongement des racines. Ce dernier se déplace brusquement ; il se trouve déjà représenté par un éclairement très intense lorsque la plante est encore jeune, et se maintient tel jusqu'à la fin de la période végétative. L'optimum lumineux pour l'allongement des tiges se déplace moins rapidement ; il reste représenté par l'éclairement le plus faible si la tige peut avoir à sa disposition des quantités suffisantes de matières de réserve (Solanum tuberosum) ; *dans le cas contraire, il se déplace peu à peu vers des éclairements plus intenses, et se trouve représenté, à la fin de la période végétative, par la lumière solaire directe ou très faiblement atténuée.*

Les auteurs ont émis des opinions très différentes sur le rapport qui existe entre l'allongement de la tige et celui de la racine, chez des végétaux cultivés à des intensités lumineuses différentes.

Certains auteurs ont prétendu que, suivant que les plantes sont cultivées à des éclairements de plus en plus faibles, les tiges sont plus allongées et les organes souterrains sont moins déve-

loppés. D'autres ont combattu cette opinion et soutenu que chez les plantes cultivées à des lumières d'intensité différente, les variations constatées dans le développement des tiges, suivant l'éclairement, ne sont pas accompagnées de variations en sens contraire dans la croissance de l'appareil radiculaire.

Lubimenko pense que la croissance des organes végétatifs de la plante est en rapport avec la quantité de substance sèche produite, et qu'il existe un certain antagonisme entre le développement de la tige et celui de la racine.

Pour cet auteur, d'une façon générale, le développement de la

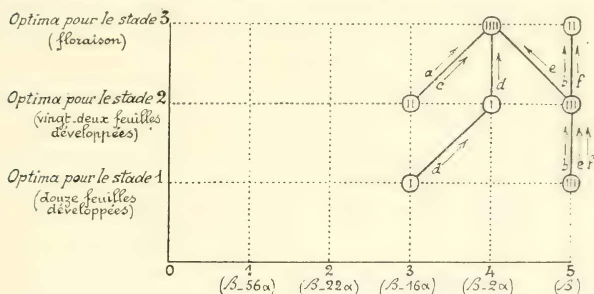


Fig. 39. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Saponaria officinalis*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; e, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

racine augmente et celui de la tige diminue avec l'intensité de l'éclairement. Lubimenko explique cet antagonisme apparent de la manière suivante : la lumière a une action retardatrice sur la croissance de la tige; chez les végétaux cultivés à un éclairement très intense, une très petite partie des matériaux élaborés dans les feuilles est donc utilisée pour constituer cette tige; la plus grande partie est alors transportée dans la racine dont le développement devient ainsi très grand. Un trop fort éclairement, en diminuant la production de substance sèche, retarde en même temps le développement de la tige et celui de la racine.

Les résultats de mes expériences confirment ceux obtenus par Lubimenko; mais les recherches faites sur des plantes cultivées

à des intensités lumineuses différentes, et considérées aux divers stades de leur développement, montrent que, dans l'étude du rapport existant entre le développement de la tige et celui de la racine, il faut considérer, d'une part la plante vivant aux dépens de ses réserves, d'autre part la plante vivant aux dépens des composés élaborés dans ses organes verts, et pour la formation desquels la lumière est indispensable.

La lumière influence le développement de la tige : 1° d'une manière directe, par suite de l'action retardatrice qu'elle exerce sur la croissance ; 2° d'une manière indirecte, à cause du rôle qu'elle joue dans le phénomène chlorophyllien, et par conséquent dans l'élaboration des substances qui servent à constituer cette tige.

Le développement de la racine, chez les plantes cultivées normalement, c'est-à-dire dont la tige se développe dans l'air et la racine dans le sol, est influencé indirectement par la lumière de deux manières différentes :

1° La lumière joue un rôle considérable sur la pression osmotique, à l'intérieur des cellules constituant les organes qui sont soumis à son action ; c'est aux différences qui existent entre les pressions osmotiques des cellules constituant les organes aériens exposés à des éclairements divers qu'il faut attribuer en grande partie les différences de forme constatées entre ces organes. Les conditions osmotiques des organes aériens influencent d'une manière profonde celles des organes souterrains, et retentissent ainsi sur la forme de ces derniers. On conçoit donc que chez les plantules de Radis, de Pois, etc., récoltées sous les divers éclairements avant qu'elles n'aient utilisé la totalité des réserves de la graine, les racines, aussi bien que les tiges, soient d'autant plus longues que la lumière qui éclaire les parties aériennes est moins intense. L'action morphogénique exercée par la lumière sur les organes aériens influence donc indirectement les organes souterrains, et les modifications de croissance déterminées par l'éclairement seraient parallèles dans la tige et dans la racine pendant tout le développement des plantes, si ces dernières avaient toujours à leur disposition des quantités suffisantes de matière de réserve, et si le rôle de la lumière se bornait à une action morphogé-

nique; on constaterait alors que pendant tout le cours du développement, les racines, comme les tiges, s'allongent d'autant plus que les parties aériennes des plantes sont soumises à un éclairement plus faible.

2° La lumière agit encore indirectement sur la croissance des racines, comme sur celles des tiges, par suite du rôle qu'elle joue dans l'assimilation chlorophyllienne. Lorsque les plantes ont épuisé les réserves de la graine, la croissance de la racine est influencée par l'activité plus ou moins grande de l'assimi-

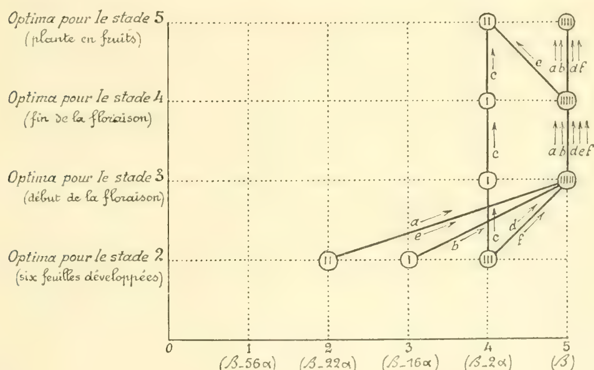


Fig. 40. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour l'*Amarantus retroflexus*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des pétioles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur et la largeur des limbes; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

lation dans les organes verts, l'assimilation chlorophyllienne étant la principale source des substances qui servent à constituer l'appareil radiculaire. Enfin le développement de cette partie de la plante dépend encore de celui des organes aériens, les racines ayant à leur disposition pour former leurs tissus des quantités de substances nutritives d'autant plus grandes que l'appareil aérien est plus réduit.

Ces considérations permettent d'expliquer les différents faits relatifs au rapport existant entre la croissance de la tige et celle de la racine :

Au début du développement, avant que les plantules n'aient utilisé la totalité des réserves de la graine, l'action morphogénique de la lumière intervient seule, directement sur la croissance de la tige et indirectement sur la croissance de la racine ; tige et racine s'allongent d'autant plus que l'éclairement est plus faible.

Plus tard, quand la plante doit constituer elle-même, aux dépens du gaz carbonique de l'air, les substances qui lui sont nécessaires pour former ses tissus, la lumière intervient de deux manières à peu près opposées sur la croissance de l'appareil végétatif : 1° elle intervient directement dans la croissance de la tige, et indirectement dans celle de la racine, par son action morphogénique (l'allongement étant d'autant plus rapide que l'éclairement auquel les plantes se développent est plus faible) ; 2° elle intervient indirectement dans la croissance de la tige, et dans celle de la racine, par le rôle qu'elle joue dans la synthèse chlorophyllienne (la croissance étant d'autant plus rapide que l'éclairement est plus rapproché de celui qui représente l'optimum lumineux pour l'assimilation). Pour la croissance de la racine, ces deux influences indirectes de la lumière se compliquent encore d'une troisième : le développement de l'appareil radiculaire est d'autant plus grand que la proportion de substances nutritives utilisées par la tige est plus faible.

Les plantes rampent lorsqu'elles sont cultivées à des éclairements faibles ; l'intensité lumineuse, et la période du développement auxquelles les plantes commencent à ramper, varient suivant les espèces végétales. Pendant presque toute la durée de son développement, la Mercuriale s'est développée verticalement sous tous les éclairements auxquels elle a été cultivée ; le Radis, la Capucine et la Pomme de terre, cultivés à une lumière faible, commencent à incliner leur tige vers le sol lorsqu'ils sont encore très jeunes ; la Saponaire et le Pois, commencent à ramper un peu plus tard. Quel que soit le stade du développement considéré, la tendance à la reptation n'est plus sensible à une intensité lumineuse égale ou supérieure à celle de l'éclairement 2 pour l'*Amarantus*, de l'éclairement 3 pour le Radis et de l'éclairement 4 pour le Blé ; les tiges de la Pomme de terre, de la Saponaire, du Pois et de la Capucine, sont couchées sur une plus ou moins grande partie de leur longueur, à tous les éclairements plus faibles

que celui de la lumière solaire directe. Maige a déjà montré qu'en cultivant à des intensités lumineuses différentes, certaines plantes à tige dressée ou à tige rampante, les deux sortes de plantes présentent des tiges rampantes chez les individus croissant à des intensités lumineuses faibles, et des tiges dressées chez ceux qui se développent sous les éclairements forts.

Toutes les plantes étudiées, à l'exception du Teucrium Scorodonia, *avaient une tige d'autant plus épaisse et plus rameuse que le développement avait eu lieu à une intensité lumineuse plus forte. C'est à la lumière solaire directe que les rameaux secondaires étaient les plus nombreux et avaient le plus grand diamètre.*

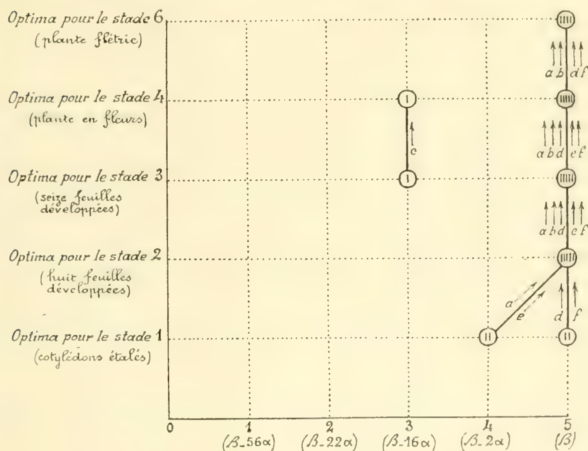


Fig. 41. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour le *Salsola Kali*. — *a*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

Tubérisation. — *Le développement des organes de réserve souterrains est d'autant plus considérable que l'éclairement auquel sont soumis les organes aériens est plus intense.* Les tubercules de Radis et ceux de Pomme de terre sont d'autant plus développés que la lumière qui éclaire les parties vertes est plus vive.

Ces résultats confirment ceux qui ont été obtenus par Gaston Bonnier (1) dans ses recherches expérimentales relatives à l'influence du climat alpin sur le développement des végétaux. Les organes souterrains des plantes croissant à une altitude élevée sont beaucoup plus développés que ceux des mêmes espèces cultivées dans les plaines. Sous l'influence du climat alpin, l'ensemble des parties souterraines devient relativement plus développé par rapport à l'ensemble des parties aériennes. Après avoir montré que l'éclairement est l'une des causes principales qui interviennent dans les modifications déterminées par le climat des hautes altitudes, Gaston Bonnier fait remarquer qu'il faut attribuer à l'influence d'une lumière intense, la formation de réserves relativement abondantes dans les parties souterraines des plantes alpines. Il résulte de mes recherches que les différences constatées par Gaston Bonnier entre le développement des organes souterrains chez les plantes croissant à une lumière solaire très intense (climat alpin), et chez celles qui vivent à un éclairement moyen (climat des plaines), se retrouvent entre les végétaux vivant à cette dernière intensité lumineuse, et ceux qui se développent à des éclairements plus faibles.

Feuilles. — *Il existe un optimum lumineux pour la grandeur des limbes foliaires.* Lubimenko avait déjà signalé l'existence de cet optimum.

L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles varie, au cours du développement, pour la plupart des plantes (fig. 34, 36, 37, 39 et 40). Le plus souvent l'intensité lumineuse à laquelle il correspond est d'autant plus forte que la plante est plus âgée (*Triticum*, *Raphanus*, *Pisum*, *Saponaria*, *Amarantus*). Cependant pour certaines plantes (fig. 35 et 38), le maximum de surface des feuilles est atteint, dans le jeune âge, à un éclairement moyen, et quand la plante est plus âgée, à un éclairement plus faible (*Mercurialis*, *Tropæolum*).

L'optimum lumineux pour la grandeur des feuilles reste

(1) Gaston Bonnier, Étude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.* t. XXXV, p. 436, 1888).

Id. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7e série t. XX, p. 217, 1895).

constant pendant toute la durée du développement chez le *Salsola* et l'*Atriplex* (fig. 41 et 42).

La plupart des recherches relatives à l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement des feuilles ont été faites sur des plantes cultivées seulement à deux intensités lumineuses différentes. L'existence, chez une plante donnée, d'un éclairement optimum pour la grandeur des limbes, rend compte des différences qui existent entre les résultats obtenus par les divers auteurs :

Les recherches qui ont porté sur des plantes adultes, cultivées, d'une part à une lumière très faible (correspondant par exemple à l'éclairement 1 employé,), et d'autre part à la lumière solaire directe, ont donné des résultats qui ont permis aux auteurs de conclure à un développement des limbes foliaires plus grand à la lumière solaire directe qu'à la lumière atténuée. Les conclusions étaient évidemment tout à fait contraires, pour la plupart des plantes, dans les expériences comparatives faites, d'une part, avec une lumière peu atténuée (voisine de celle qui correspond à l'optimum), et d'autre part à la lumière solaire directe.

9° Floraison et formation des fruits. — *Pour la plupart des plantes étudiées, la floraison et le début de la formation des fruits ont lieu plus tôt chez les individus cultivés à une lumière faiblement atténuée (éclairement 4) que chez ceux qui croissent à l'éclairement solaire direct. Mais le nombre des fleurs et celui des fruits atteignent toujours leur maximum chez les plantes cultivées à ce dernier éclairement.*

10° Maturation des fruits. — *Pour toutes les espèces étudiées, la maturation des fruits est d'autant plus rapide que les plantes sont plus éclairées. La rapidité de maturation des fruits, le nombre de ces derniers, leur poids, et la proportion de graines qu'ils renferment sont d'autant plus grands que les plantes qui les ont produits se sont développées à un éclairement plus intense.*

11° Déterminisme du sexe. — *L'éclairement paraît avoir une influence sur le déterminisme du sexe des plantes.* Les expériences

faites sur le *Mercurialis annua* semblent montrer que, sous les éclairements faibles, le rapport du nombre des pieds femelles au nombre total d'individus est plus petit que sous les éclairements forts ; en d'autres termes, *les fortes intensités lumineuses favoriseraient la production des organes reproducteurs femelles*. Toutefois cette partie de mes recherches ne permet pas de formuler des conclusions certaines sur ce sujet ; l'étude de cette question nécessite de nouvelles recherches.

III. L'ensemble des courbes de variation des optima lumineux pour les divers phénomènes physiologiques est différent pour chaque espèce végétale.

Les courbes de variation de l'optimum lumineux pour chaque phénomène physiologique sont différentes suivant la plante à laquelle on s'adresse, et c'est l'ensemble des courbes de variation correspondant aux divers phénomènes qui peut permettre de caractériser physiologiquement chaque espèce végétale au point de vue de la manière dont elle se comporte vis-à-vis de la lumière.

Chez le Blé, la Mercuriale, le Radis, le Pois, la Capucine (fig. 34, 35, 36, 37 et 38), les intensités lumineuses représentant les optima d'éclairement varient aux différents stades du développement dans de très larges limites, depuis les éclairements très faibles jusqu'à l'éclairement solaire direct.

Chez la Saponaire, l'*Amarantus* et l'*Atriplex* (fig. 39, 40 et 42), les optima sont déjà groupés dans des limites plus étroites ; tous sont représentés, pendant toute la durée du développement des plantes, par des éclairements voisins de celui de la lumière solaire directe.

Enfin, chez le *Salsola* (fig. 41), les optima lumineux, ou plutôt les éclairements les plus favorables, sont presque tous représentés pendant toute la vie de la plante par la lumière solaire directe.

L'examen des groupes de courbes qui précèdent (fig. 34 à 42) permet donc de caractériser nettement toutes ces espèces au point de vue biologique ; le *Salsola* est une plante de vive lumière ; la Saponaire, l'*Amarantus* et l'*Atriplex* sont des espèces adaptées à un éclairement moins intense ; le Blé, la

Mercuriale, le Radis, le Pois et la Capucine, sont des plantes de lumière moyenne, préférant pendant une grande partie de leur développement la lumière solaire atténuée à la radiation directe.

Les résultats que j'ai obtenus par les cultures comparées, à divers éclairements, du *Teucrium Scorodonia* (fig. 33), montrent que cette espèce est une plante d'ombre.

L'étude comparative faite sur des plantes habituées à vivre à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée, et sur des plantes d'ombre, montre que, vis-à-vis de la lumière, ces dernières se comportent pendant toute leur vie comme les premières pendant les premières phases de leur développement. La lumière solaire directe de nos régions exerce une influence retardatrice sur la croissance, pendant la totalité du développement des plantes qui sont adaptées à la vie à l'ombre, ainsi que pendant le début du développement des plantes qui vivent habituellement à la lumière directe. Elle représente, au contraire, l'éclairement le plus favorable pour la fin du développement de ces dernières espèces, ainsi que pour la totalité du développement des plantes habituées à vivre à une intensité lumineuse très forte (plantes du littoral).

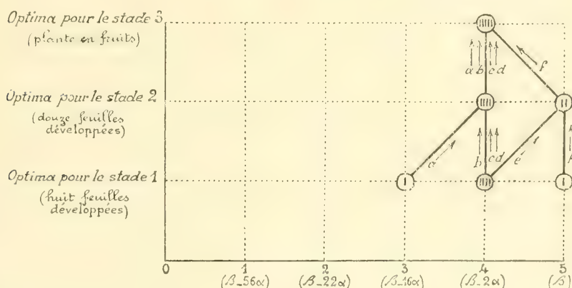


Fig. 42. — Tableau des courbes de variation des optima lumineux pour l'*Atriplex crassifolia*. — *a*, Variations de l'optimum lumineux pour la longueur des tiges; *b*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des racines; *c*, variations de l'optimum lumineux pour la longueur des feuilles; *d*, variations de l'optimum lumineux pour la largeur des feuilles; *e*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance fraîche; *f*, variations de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche.

En réalité, il y a lieu de penser que les courbes de variation des optima lumineux ne permettent pas toujours de caractériser l'espèce elle-même, au point de vue de la manière dont elle se

comporte vis-à-vis de la lumière, mais plutôt les individus d'une même station sur lesquels ont été récoltées les graines qui ont donné naissance aux plantes étudiées. Il est probable que les recherches entreprises sur les plantes d'une même espèce, mais dont les graines auraient été récoltées, d'une part sur un individu dont les ancêtres se seraient développés depuis de nombreuses années à la lumière solaire directe, et d'autre part sur une plante dont les ancêtres se seraient développés depuis longtemps à une lumière très atténuée, ne conduiraient pas aux mêmes résultats.

Adaptation des plantes a des éclairements différents. — *Toutes les espèces sur lesquelles ont porté mes expériences ne jouissent pas de la même facilité d'adaptation à des intensités lumineuses différentes de celles auxquelles elles sont habituées à vivre dans la nature.* C'est ainsi que la Saponaire et le *Salsola*, par exemple, ne se développent qu'à la lumière solaire directe ou faiblement atténuée (éclairements 3, 4 et 5); aux intensités lumineuses plus faibles, le développement de ces plantes cesse dès que les premières feuilles sont constituées. La Capucine fleurit et fructifie aux éclairements 2, 3, 4 et 5 ; enfin la Mercuriale se développe complètement aux intensités lumineuses 1, 2, 3, 4 et 5.

On voit donc *qu'en ne considérant que l'éclairement, parmi les agents qui règlent la répartition des végétaux, certaines espèces telles que la Mercuriale et le* Teucrium *dont le minimum et le maximum de lumière permettant le développement complet de la plante sont très éloignés l'un de l'autre, jouissent d'une faculté d'adaptatation beaucoup plus grande que la Saponaire et le* Salsola, *dont le minimum et le maximum d'éclairement sont beaucoup plus rapprochés.*

Nous avons vu qu'il existe, pour chaque espèce végétale, un optimum d'éclairement auquel correspond la plus grande production de substance sèche, et que cet optimum varie suivant le stade du développement. Une espèce donnée étant cultivée à des éclairements différents, 1, 2, 3, 4, 5, dont l'intensité croît de 1 vers 5, la production de substance sèche est très faible à

l'éclairement 1, plus active en 2, plus active encore en 3; elle atteint son maximum en 4 par exemple, et redevient plus faible en 5, où elle se retrouve à peu près la même que chez les individus cultivés en 3. Si nous comparons les plantes cultivées en 3 à celles qui se sont développées en 5, nous serons donc en présence d'individus chez lesquels la production de substance sèche aura été la même, mais dans les premières (développées à un éclairement relativement faible), les feuilles et les parties herbacées auront pris un grand développement, tandis que les organes de réserve (tubercules, rhizomes, fruits, etc.) seront très réduits; les secondes (développées à une forte intensité lumineuse) seront caractérisées, au contraire, par la réduction de l'appareil foliaire et des parties aériennes, ainsi que par un développement considérable des organes de réserve.

L'ensemble des faits mis en évidence dans ces recherches nous conduit donc à la conception suivante de l'action générale de la lumière sur le développement des plantes :

Les fortes intensités lumineuses provoquent, chez les végétaux, l'accumulation *de composés nutritifs élaborés dans les parties vertes, et favorisent par conséquent la formation des organes de réserve (rhizomes, tubercules, fruits, etc.); tandis que les éclairements faibles déterminent au contraire* l'utilisation *des substances nutritives, et accélèrent par conséquent la production des organes de vie active (tiges herbacées, feuilles, etc.).*

Si l'on considère successivement, dans l'ensemble du développement des plantes annuelles habituées à vivre dans nos régions à la lumière solaire, les optima lumineux pour le phénomène de la germination, pour celui de la formation de l'appareil végétatif, pour la floraison, pour la formation des fruits et pour leur maturation, on voit que la courbe qui réunit ces différents optima débute à l'obscurité, s'élève progressivement au cours de la formation de l'appareil végétatif, et jusqu'au moment de la floraison, subit alors une dépression correspondant au phénomène de la floraison et à celui de la formation des fruits, et remonte enfin pendant la maturation de ces organes.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VI

Champ d'expérience dans lequel sont disposés les appareils construits pour l'étude de l'optimum lumineux.

1 et 1. Tentes sous lesquelles est obtenu l'éclairement 1 (β-56α).
2 et 2. — — — 2 (β-22α).
3 et 3. — — — 3 (β-16α).
4 et 4. — — — 4 (β-2α).
5. Région exposée à la lumière solaire directe, c'est-à-dire à l'éclairement 5. (β).

PLANCHE VII

(Dans les planches VII, VIII, IX et X, le chiffre placé à côté de chaque plante indique l'éclairement auquel la plante s'est développée.)

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du TRITICUM VULGARE.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où la première feuille est complètement développée.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où cinq feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au moment de la floraison.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûrs.

PLANCHE VIII

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du RAPHANUS SATIVUS.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les cotylédons sont complètement étalés.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où quatre feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au début de la floraison.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment où elles sont en pleine floraison.

PLANCHE IX

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du PISUM SATIVUM.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les deux premières feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où six feuilles sont développées.
Stade III. — Plantes récoltées au moment de la floraison.

PLANCHE X

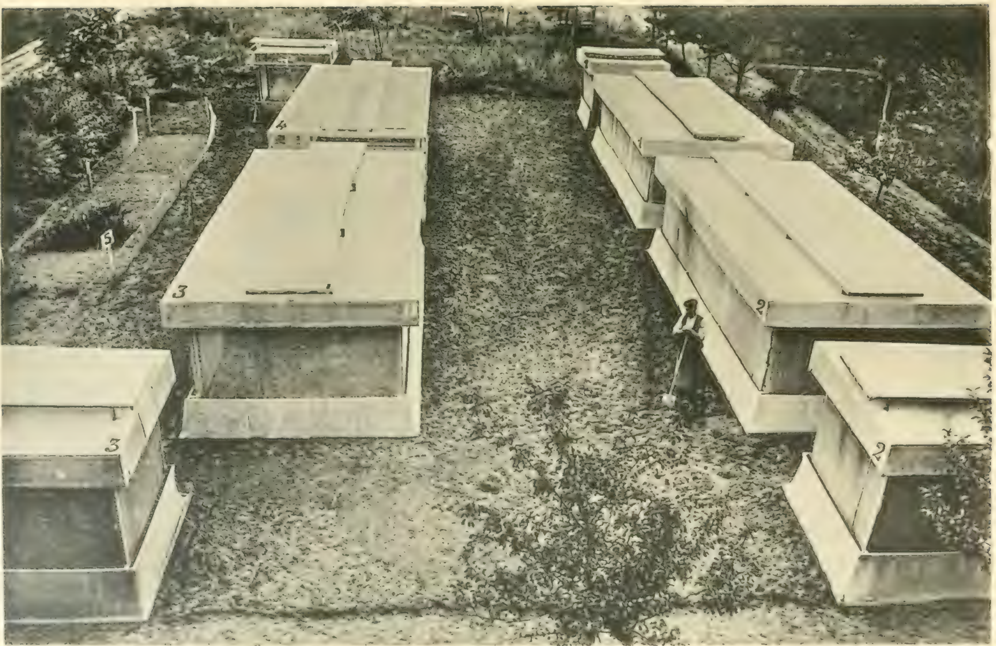
S. — *Influence de l'intensité lumineuse sur le développement du* Salsola kali.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où quatre feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où huit feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade III. — Plantes récoltées au moment où seize feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade IV. — Plantes récoltées au moment de la floraison.
Stade V. — Plantes récoltées au moment où elles commencent à se dessécher.

A. — *Influence de l'intensité lumineuse sur le développement de l'*Atriplex crassifolia.

Stade I. — Plantes récoltées au moment où les quatre premières feuilles sont développées.
Stade II. — Plantes récoltées au moment où douze feuilles sont développées sur la tige principale.
Stade III. — Plantes récoltées au moment où les fruits sont mûrs.

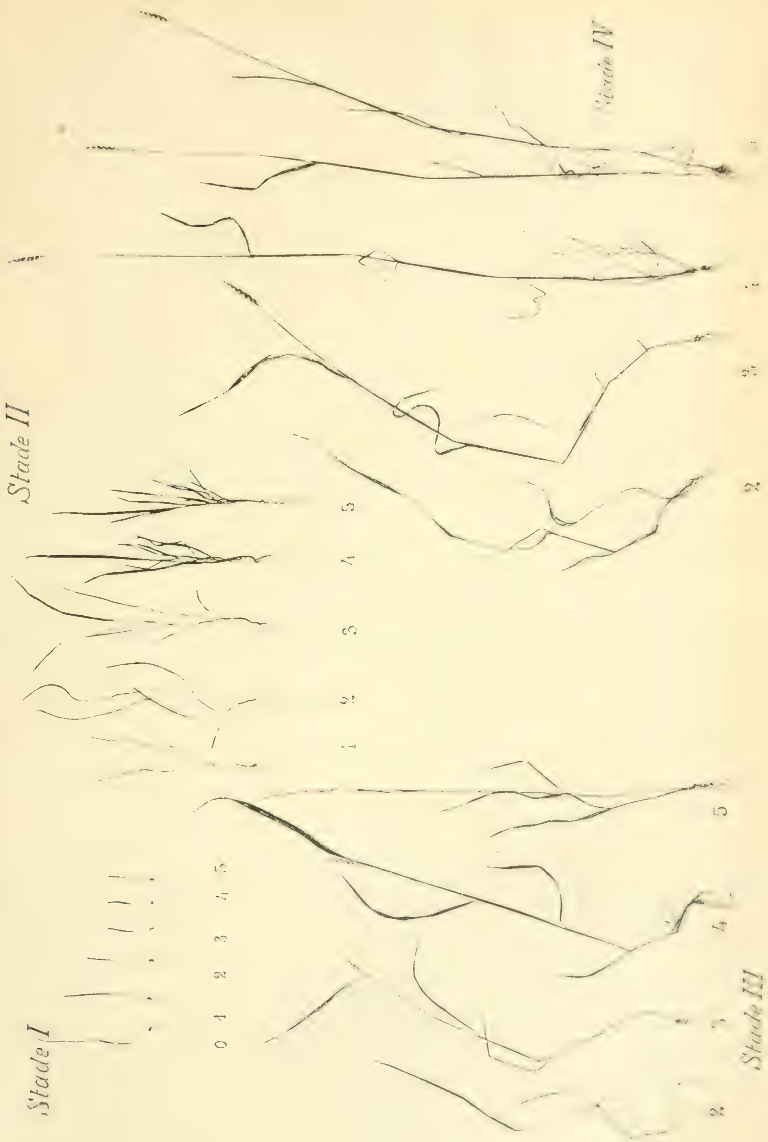
(*Les figures relatives à l'influence de l'intensité lumineuse sur le développement de la Mercuriale, du Radis* [*Stade V*], *du Pois* [*Stade IV*], *de la Capucine, de la Saponaire, de l'*Amarantus, *du* Solanum *et du* Teucrium, *sont insérées dans le texte*).



R. Combes phot.

Dispositif employé pour l'étude de l'influence de l'éclairement sur le développement des végétaux.

Masson & Cie Éditeurs



Triticum vulgare.

R. Combes, phot. Imp. Berthaud

Masson & Cie, Éditeurs.

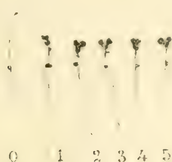


Raphanus sativus.

R. Combes, phot. Imp. Berthaud

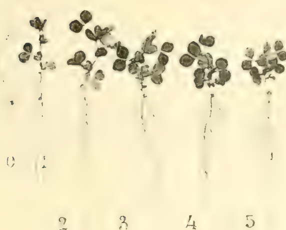
Masson & Cie, Éditeurs.

Stade I



Stade III





Stade II

3 4

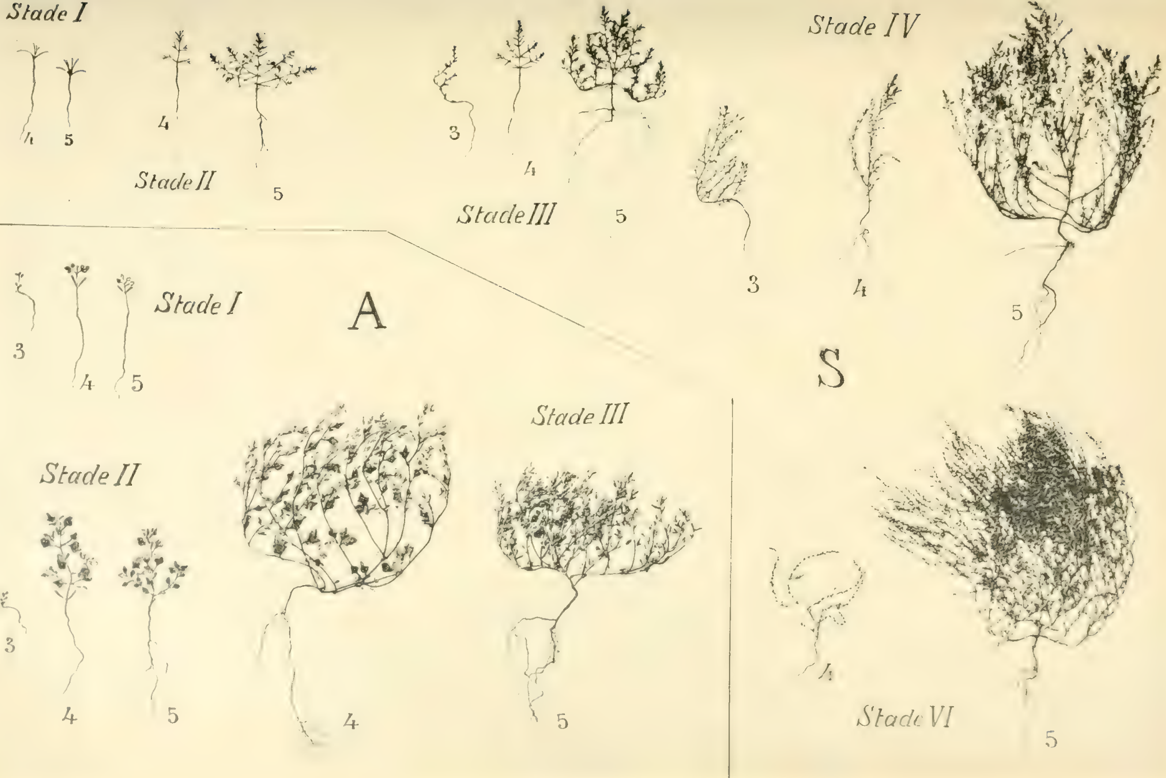
Stade III (suite)

R. Combes, phot. Imp. Berthaud

Pisum sativum.

Influence de l'intensité de l'éclairement sur le *Pisum sativum*, à trois stades successifs de son développement.

Masson & Cie, Éditeurs.



A. - Atriplex crassifolia. — S. - Salsola Kali.

R. Combes, phot.

Masson & Cie, Éditeurs.

Imp. Berthaud

TABLE DES MATIÈRES

LES CLUSIACÉES DU NORD-OUEST DE MADAGASCAR

Par MM. H. JUMELLE et H. PERRIER de la BATHIE

Les Clusiacées que nous allons étudier ici appartiennent à cette région du versant occidental de Madagascar que nous avons déjà délimitée à plusieurs reprises dans des mémoires antérieurs (1). C'est la contrée qui correspond à l'Ambongo, au Boina et à la partie plus septentrionale comprise entre la Sofia et Ambato.

Nous rappellerons d'ailleurs seulement les noms de deux *Symphonia* de cette contrée que nous avons déjà signalés ailleurs : le *Symphonia nectarifera* Jum. et Perr., qui, dans les bois secs du Manongarivo, croît jusqu'à 1200 mètres, et le *Symphonia clusioides* Bak., qui, dans le même massif, habite les mêmes bois, mais à des altitudes de 1400 à 1700 mètres (2). Sauf un *Calophyllum* que nous décrirons en dernier, toutes nos plantes vont se rapporter aux quatre genres *Tsimatimia*, *Rheedia*, *Ochrocarpus* et *Garcinia* qui peuvent être rangés — quoiqu'on ne se s'entende pas toujours sur la vraie place des *Ochrocarpus* — parmi les Garciniées. Le genre *Tsimatimia*, par lequel nous commencerons, est un genre nouveau ; nous allons exposer tout de suite les raisons pour lesquelles nous croyons devoir le créer.

(1) H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie : *Notes biologiques sur la végétation du nord-ouest de Madagascar : les Asclépiadées.* (Annales du Musée colonial de Marseille, 1908). — *Les Landolphia et les Mascarenhasia à caoutchouc du nord de l'Analalava.* (L'Agriculture pratique des pays chauds, 1909). — *Fragments biologiques de la flore de Madagascar* (Annales du Musée colonial de Marseille ; 1910).

(2) H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie : *Fragments biologiques de la flore de Madagascar* (*loc. cit.*).

Tsimatimia Pervillei nom. nov.

Cet arbre, qui est un des *tsimatimanonta* des Sakalaves, est, selon nous — et d'après les échantillons que nous avons vus dans l'herbier du Muséum de Paris — le *Rheedia Pervillei* Pl. et Tr. (1), dont Vesque, dans sa *Monographie des Guttifères*, a fait plus tard un *Garcinia*. Mais les spécimens très incomplets qu'ont eus à leur disposition les botanistes précédents expliquent que ces auteurs n'aient pu se faire qu'une idée très vague d'une espèce qui précisément, en raison de son extrême polymorphisme, ne pouvait être bien étudiée qu'avec de très nombreux matériaux.

Planchon et Triana n'ont connu qu'une fleur femelle (ou pseudo-hermaphrodite), dont ils n'ont pu examiner que l'ovaire. Or ce qui, en faisant l'intérêt de notre *tsimatimanonta*, rend sa détermination particulièrement délicate, ce sont ses extraordinaires variations florales, telles que n'en présentent guère, d'ordinaire, que les espèces soumises depuis longtemps à la culture.

Non seulement les pièces périanthiques sont en nombre variable, mais encore elles peuvent, d'un verticille à l'autre, être reliées par des transitions si graduelles de forme et de couleur qu'il devient, par exemple, difficile d'indiquer quelles sont, vers l'extérieur ou vers l'intérieur, les limites du calice.

Vers l'extérieur, on ne peut pas immédiatement préciser parce que la fleur possède, au-dessous de son véritable calice, une sorte de calicule constitué par de petites bractées écailleuses dont quelques-unes, en se soudant, simulent parfaitement des sépales.

Vers l'intérieur, la difficulté résulte de ce que les pétales les plus externes sont verts comme les sépales, et que ceux-ci, d'autre part, sont souvent de dimensions inégales ; de telle sorte que le dernier sépale n'est pas très différent du premier pétale.

Et le nombre des pièces florales n'est pas un point de repère puisqu'il n'est pas toujours le même, pour le calice comme pour la corolle.

(1) Planchon et Triana : *Mémoire sur les Guttifères* (Annales des sciences naturelles ; 1860).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

9465-10. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XI. — Nos 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juillet 1910.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

Sur 91 fleurs mâles que nous avons analysées (1), nous en avons trouvé :

31 avec	2	sépales	et	5	pétales.
19	— 2	—	et	7	—
15	— 2	—	et	6	—
10	— 3	—	et	5	—
8	— 3	—	et	6	—
3	— 2	—	et	8	—
2	— 3	—	et	7	—
2	— 4	—	et	5	—
1	— 4	—	et	7	—

Après les remarques que nous avons faites au préalable, on se demandera toutefois comment nous avons établi ces nombres des pièces du périanthe.

Comment avons-nous, tout d'abord, distingué les sépales et les petites bractées écailleuses du calicule?

Dans certaines fleurs, cette distinction serait, à vrai dire, impossible. Là, en effet, il n'y a, au-dessous des deux sépales, que deux petites écailles assez larges, et qui sont en alternance avec les deux sépales. On pourrait donc parfaitement admettre que ces deux écailles sont deux premiers sépales, plus petits que les deux suivants. Nous aurions deux verticilles de 2 sépales.

Voici la réponse à cette objection.

1° Ces deux petites écailles ne diffèrent pas seulement des sépales par la forme, mais encore par la couleur et la consistance ; elles sont plus brunes et plus épaisses. En outre, elles sont presque toujours plus ou moins profondément bilobées.

2° On remarque très fréquemment, à côté de ces deux larges écailles bilobées, une troisième écaille plus petite, qui est de même couleur et de même consistance, et qui est située latéralement au-dessous de l'un des deux sépales, sans alternance régulière, par conséquent, avec ces sépales.

3° Non moins souvent, au lieu de ces trois écailles, dont deux bilobées, il y a soit une seule écaille bilobée et trois petites écailles, soit cinq petites écailles, dont aucune n'est bilobée.

(1) Les fleurs ainsi analysées étaient, soit des fleurs sèches, soit des fleurs conservées dans le formol.

4° Parfois, du reste, il n'y a aucune écaille ; il n'y a que deux sépales.

Donc il y aurait, en réalité, en dehors du calice, un verticille de cinq bractées écailleuses, mais qui pourraient être plus ou moins concrescentes entre elles ; et ce serait un cas particulier de cette concrescence qui se présenterait, lorsqu'on trouve, en alternance avec les deux sépales, deux écailles larges et bilobées, qui représentent exactement quatre petites bractées soudées par paires, la cinquième ayant avorté. D'autres fois, l'avortement porte sur un nombre plus grand de ces pièces du calicule, et quelquefois sur toutes.

Comment maintenant reconnaître la limite entre le calice et la corolle, puisque, parmi les pièces que nous considérons comme pétales, les intérieures seules sont blanches, les extérieures restant vertes?

Ici nous répondrons :

1° Ce n'est qu'exceptionnellement que les sépales sont assez inégaux pour que l'un d'eux se rapproche, par sa grandeur, des pièces suivantes, que, quoique vertes, nous admettons être des pétales. En général, les deux pièces les plus externes du périanthe sont facilement distinguées de celles qui suivent par leurs dimensions et un peu aussi par leur aspect.

2° Elles en sont d'autant plus distinctes qu'elles sont opposées. Si donc les deux feuilles suivantes étaient encore deux sépales, celles-ci seraient opposées ; ce qui n'est pas. Par leur position, ces deux feuilles sont manifestement plus en continuité avec les pétales qui suivent qu'avec les sépales qui précèdent.

3° Si le calice avait quatre sépales, le périanthe de 15 des fleurs que nous avons analysées se composerait de 4 sépales et de 4 pétales, ce qui serait très admissible et serait un caractère de *Garcinia* ; mais dans 19 autres fleurs il se composerait de 4 sépales et de 5 pétales, et dans 31 il serait de 4 sépales et de 3 pétales, ce qui est peu vraisemblable et d'autant moins probable que, ainsi que nous allons le voir, le nombre ordinaire des loges de l'ovaire est de 5.

4° Quelquefois les 2 sépales ne sont pas opposés, mais il y a alors nettement une troisième pièce semblable aux deux autres ; et on ne peut même pas dire que cette pièce soit une des pièces

que nous avons considérées comme pétales et qui serait revenue à sa vraie forme sépale, car, dans deux fleurs où il y avait ainsi 3 sépales, il restait néanmoins 7 pétales. De même, avec 4 sépales nets, nous avons trouvé une fois 7 pétales. Si l'on admettait que 2 sépales deviennent généralement pétaloïdes, il nous semble bien que l'on devrait, en ce cas, trouver deux pétales de moins à la corolle quand il y a manifestement 4 sépales.

En présence de toutes ces variations, il n'est que 2 hypothèses possibles :

Ou bien ce que nous croyons être une seule espèce correspond à plusieurs; ou bien il n'y a vraiment qu'une seule espèce, mais dont les fleurs ont l'inconstance de composition qu'on n'observe généralement que chez les espèces cultivées.

Ce qui pourrait évidemment donner quelque créance à la première de ces deux hypothèses et faire songer à la possibilité d'une pluralité spécifique, c'est le fait que, sur un même arbre, il y a souvent dans la structure florale une certaine uniformité. Presque toutes les fleurs d'un même pied auront, par exemple, soit 2 sépales et 5 pétales, soit 2 sépales et 7 pétales, etc. Ainsi sur un individu du Bemarivo nous comptons presque toujours 2 sépales et 7 pétales, les écailles faisant défaut ; par contre, sur un individu de Maroaboala, nous trouvons généralement 3 sépales et 5 pétales, avec des écailles caliculaires. Mais qu'on remarque déjà que nous disons : « presque toujours » et « généralement ». Et il est, en effet, des exceptions. Sur le spécimen d'herbier du Bemarivo nous avons relevé aussi 2 sépales et 8 pétales ; sur celui de Maroaboala, certaines fleurs ont 2 sépales et 5 pétales, et une a 3 sépales et 6 pétales. Sur des rameaux d'autres pieds, nous comptons, de manière analogue, sur un même individu 2 sépales et 8 pétales et 2 sépales et 6 pétales, et sur un autre 3 sépales et 5 pétales et 3 sépales et 6 pétales. Dans l'ensemble, il y aurait bien, d'autre part, si l'on tient compte du terrain, une coïncidence assez fréquente et curieuse. C'est sur les individus poussant sur les terrains primitifs gneissiques de l'intérieur — individus dont les feuilles sont généralement très grandes — que l'on compte le plus souvent un nombre de pétales supérieur à 5. Sur les individus croissant en sols gréseux, calcaires ou sablon-

neux, très fréquemment au contraire le nombre des pétales est de 5. Mais cette différence tient certainement bien uniquement à une végétation qui semble acquérir plus de vigueur sous l'influence des gneiss, puisque c'est seulement une différence de fréquence ; il est aussi des fleurs récoltées en terrains primitifs qui n'ont que 5 pétales, tandis que des fleurs des terrains liasiques ou crétacés en ont 6 ou 7 (beaucoup plus rarement 8 ou 9).

En définitive, nous avons, avec notre *Tsimatimia*, un nouvel exemple d'un cas qui, dans les pays chauds, est plus fréquent qu'on le suppose, et qu'on oublie trop souvent en créant des espèces d'après les seuls herbiers. Nous l'avons déjà dit plusieurs fois ailleurs, mais nous ne craignons pas de nous répéter. Les fleurs ou fruits d'un même pied seront plus ou moins semblables ; mais c'est d'un individu à l'autre qu'il y aura des variations. Si l'on admet que ces variations sont spécifiques, il faudra créer autant d'espèces que d'individus ; ce que fera peut-être le botaniste qui n'a à sa disposition que deux ou trois échantillons d'herbier, mais ce que ne fera sûrement pas, quelles que soient ses tendances jordaniennes, celui qui a sous les yeux 150 ou 200 arbres.

Pour notre Clusiacée, d'ailleurs, on voit que, même pour un seul pied, les caractères floraux que ce pied présente, et auxquels on pourrait attribuer une valeur spécifique, sont plutôt fréquents que constants. Au surplus, admettons cette constance sur quelques individus. Ce qui nous gênerait encore pour créer plusieurs espèces, c'est l'absolue ressemblance que, par leurs écailles, par la forme des sépales et par celle des pétales, par la disposition et la structure des étamines, par la forme et l'organisation du pistil, tous présentent avec d'autres pieds, dont ils ne diffèrent, en définitive, que par le nombre des pièces du périanthe. Et l'anomalie de ce nombre, dans quelques cas, empêche encore qu'on lui donne une trop grande importance. Notons aussi que tous ces arbres ont les mêmes fruits sphériques à surface lisse et que tout sécrètent la même gomme-résine jaune d'or.

Leurs feuilles enfin ont invariablement la même consistance coriace, avec un très court pétiole et des nervures secondaires

obliques très rapprochées, saillantes surtout sur la face supérieure. La forme et les dimensions du limbe sont bien, de nouveau, d'un caractère un peu variable, comme nous allons le dire plus loin, mais ces variations ne sont nullement en concordance avec les variations florales. Ainsi un pied dont les fleurs, par le nombre de leurs pièces, sont entièrement identiques à celles de l'individu de Maroboala a des feuilles allongées et étroites, et à sommet faiblement obtus, tandis que les feuilles de cet arbre de Maroaboala sont largement ovales et à sommet très arrondi. Nous citons cet exemple, entre plusieurs autres, parce qu'il correspond assez bien aux plus larges limites de polymorphisme foliaire que peuvent présenter nos *tsimatimanonta*. Du reste nous connaissons des variations de ces feuilles presque aussi grandes sur un seul et même pied.

Comprise comme nous venons de l'établir, l'espèce que nous étudions ici serait donc déjà partiellement caractérisée par ses fleurs mâles. Ces fleurs auraient normalement, selon nous, 5 petites bractées écailleuses formant un petit calicule irrégulier, 2 sépales parfois un peu concrescents à la base, et 5 pétales. Mais les bractées écailleuses peuvent avorter partiellement ou même totalement, ou, au contraire se souder entre elles; on a, dans ce dernier cas, soit une bractée bilobée et 2 ou 3 écailles simples, soit 2 bractées bilobées larges, alternes avec les sépales, soit ces 2 bractées, plus une petite écaille latérale. Au lieu de 2 sépales il y en a parfois — et surtout sur les terrains non gneissiques — 3 ou même 4. Dans la corolle, si le nombre 5 est le plus ordinaire, il y a cependant souvent aussi — et surtout sur les gneiss, mais néanmoins également sur les autres sols — 7 pétales, et quelquefois, quoique plus rarement, 6 ou 8 ou 9.

Les sépales, larges dès la base et arrondis au sommet, ont 5 à 6 millimètres de longueur sur 5 millimètres de largeur. Les pétales, très arrondis au sommet, sont à peu près aussi larges que longs ; les extérieurs ont de 8 à 10 millimètres dans les deux sens, les internes sont souvent un peu plus petits. Tout ce périanthe est glabre.

Au centre, de très nombreuses étamines, à filets libres, de 3 millimètres de hauteur environ, sont insérées sur le pourtour

d'une masse large et basse, qui est le disque sur lequel, dans les fleurs femelles, repose l'ovaire.

L'espèce est dioïque. Le même pied porte cependant aussi parfois, en même temps que les fleurs mâles, des fleurs femelles.

Ces fleurs femelles ont le même périanthe que les fleurs mâles ; mais au centre est un ovaire ovoïde, posé sur un coussinet discoïde qui est garni latéralement d'étamines stériles. L'ovaire, large à la base, se rétrécit vers le sommet, que surmonte immédiatement un stigmate en forme de champignon. Il y a souvent 5 loges uniovulées ; mais non rarement aussi le nombre de ces loges n'est plus que de 4, ou même de 3.

Toutes ces fleurs, mâles ou femelles, sont en glomérules axillaires : elles sont presque sessiles ou brièvement pédicellées (1 centimètre au plus).

Les fruits mûrs sont des baies cortiquées, ovoïdes ou presque sphériques, de 4 centimètres environ de diamètre, à surface jaune et lisse, à pulpe blanche, acidule et comestible. Chacun contient 2, 3 ou 4 graines, rarement 5. Ces graines, à embryon macropode, ont environ 25 millimètres de longueur sur 15 millimètres de largeur ; leur tégument est mince et brun, marqué de stries longitudinales d'un jaune clair.

Nous avons déjà dit que les feuilles sont fortement coriaces ; elles sont très glabres, plus vertes en dessus qu'en dessous, ondulées sur les bords. Le pétiole est court ; il a ordinairement moins d'un centimètre et atteint difficilement 1^{cm},1/2, même chez les feuilles les plus grandes. Nous avons dit aussi que la nervure principale et les nervures secondaires sont saillantes sur les deux faces, mais plus sur la face supérieure que sur l'inférieure. Les nervures secondaires sont très nombreuses, obliques, très rapprochées ; les nervures d'ordres suivants forment dans leurs intervalles un réseau beaucoup moins visible, et qui ne devient un peu plus apparent que sur les très grandes feuilles. Le limbe est toujours vaguement ovale, à peu près constamment anguleux à la base, mais parfois arrondi ; son sommet est arrondi ou très aigu, même parfois un peu acuminé dans les très grandes feuilles. Il peut avoir, comme dimensions : 7 centim. sur 2^{cm},1/2 ; 9 centim. sur 4 ; 14 centim. sur 7 ; 15 centim. sur 4 ; 17 centim. sur 4^{cm},5 ; 10 centim. sur 4^{cm},5 ;

12 centim. sur 3; 25 à 28 centim. sur 11; 23 à 25 centim. sur 5; 25 centim. sur 12; 30 centim. sur 11; 35 centim. sur 11.

Dimensions et forme semblent, d'ailleurs, en rapport assez net avec le terrain.

Sur les terrains primitifs, dans les gorges humides et sombres, les limbes sont grands et larges; ils se rétrécissent sur les mêmes sols (20 cm., par exemple, sur 4cm,5 dans les endroits plus ou moins ensoleillés et secs, comme il en est sur les bords de l'Anjobona.

Sur les grès liasiques, comme à Moroaboala, ces limbes sont un peu plus petits que les précédents, et étroits (14 à 15 centimètres, par exemple, sur 3cm,5 à 4).

Sur les terrains calcaires comme sur le Tampoketsa, près de la Mahavavy, ils sont moyens et arrondis.

Sur les sables du littoral et de l'intérieur, comme dans le Bongo-Lava, à Ankarafantsika, à Madirovalo, ce sont généralement des formes petites et étroites.

A tous égards, notre *tsimatimanonta* avoisine les genres *Garcinia*, *Rheedia* et *Ochrocarpus*; il nous semble cependant impossible de le rattacher étroitement à l'un ou à l'autre.

Dans le genre *Garcinia* — qui a d'ordinaire 4 sépales et 4 pétales, ou 5 sépales et 5 pétales — il ne pourrait être rangé que dans la section *Paragarcinia*, où le calice est à 2 sépales comme chez les *Ochrocarpus*; mais ce calice ici n'est pas d'abord clos comme il l'est chez les *Paragarcinia*, puis surtout les étamines ne sont pas groupées en phalanges.

Les *Rheedia* ont 3 sépales et 4 pétales (jamais 5) et un ovaire à 1 à 3 loges.

Dans les *Ochrocarpus*, le calice est primitivement fermé et ne se divise qu'ultérieurement en 2 sépales, et il y a encore 4 pétales; l'ovaire enfin est à 2 ou 3 loges biovulées. Ou bien, s'il y a 4 ou 6 loges, c'est que de fausses cloisons sont apparues dans les loges primitives, entre les ovules.

Ainsi notre plante n'a pas le calice ordinaire des *Garcinia* ni l'androcée des *Garcinia* à 2 sépales; sa corolle, où le nombre des pétales, tout en étant variable, n'est jamais inférieur à 5, n'est ni celle d'un *Rheedia* ni celle d'un *Ochrocarpus*. L'ovaire,

qui a souvent 5 loges, n'est pas davantage celui de l'un ou de l'autre de ces deux derniers genres.

Voilà pourquoi nous croyons devoir admettre un nouveau genre *Tsimatimia*, qui se rapproche, au reste, beaucoup des *Rheedia*; et notre espèce sera le *Tsimatimia Pervillei*.

Le *Tsimatimia Pervillei* est un arbre de 10 à 15 mètres de hauteur. Son tronc, très droit, à écorce brunâtre presque lisse, peut atteindre, vers la base, un diamètre de 40 centimètres : les rameaux sont verticillés et étalés.

L'espèce se plaît dans les bois humides, au fond des gorges étroites et profondes ; et elle est commune, en ces endroits, dans l'Ambongo et le Boina. On la trouve cependant aussi, comme nous l'avons vu, dans les endroits plus secs ; elle croît également sur les dunes basses du littoral. Nous avons déjà indiqué que sur ces sols sablonneux les feuilles sont plus petites ; les fruits grossissent aussi moins, tout en conservant leur forme et leur goût.

Dans l'Ambongo, nous connaissons le *Tsimatimia* sur les dunes des environs de Soalala et de Baly. Dans le Boina on peut le rencontrer : dans les ravins boisés du Kelifely, sur le plateau du Tampoketsa ; dans ceux de Firingalava, sur le gneiss, entre Mevatanana et Andriba ; dans les vallées analogues de l'Anajandy, affluent de droite de la Sofia ; sur les bords du Jabohazo du Bemarivo (1), en terrain calcaire ; sur les rives du

(1) Il faut préciser qu'il s'agit du Jabohazo du Bemarivo, car ce terme de Jabohazo, comme beaucoup d'autres noms géographiques malgaches (Manongarivo, Bemarivo, Andranomafana, etc.), se retrouvent sur beaucoup de points très divers de Madagascar. Cette fréquence de dénominations identiques, qui frappe immédiatement lorsqu'on consulte une carte de l'île, est due à ce que toutes ces appellations ont une signification et désignent simplement une particularité quelconque du lieu. Tous les cours d'eau, fleuves ou rivières, sur lesquels les pirogues, par suite du peu de profondeur, naviguent avec peine sont dits « Bemarivo » (beaucoup d'endroits peu profonds). Toutes les sources bouillantes sont nommées « Andranomadavo » (à l'eau qui bout) ; toutes les sources chaudes sont désignées comme « Andranomafana » (à l'eau chaude) ; etc. « Jabohazo » signifie *tout boisé* (jabe, tout ; hazo, arbre) ; non pas que le pays soit couverts de forêts, mais parce que, sur les rives du cours d'eau ainsi appelé, le bois (à brûler, pour faire des pirogues, etc.) est abondant. En fait, Jabohazo est le nom de toutes les rivières qui traversent les grandes causses de l'ouest et qui s'y sont creusé un lit profond et étroit ; abritées des feux de brousse, ces rivières sont à bords boisés, alors que le reste de la côte est dénudé. Il y a un Jabohazo qui traverse la causse d'Ankara et se jette dans la

Bemarivo et sur celles d'un de ses affluents de gauche, le Komajio ; puis aussi à Maroaboala, dans les bois caillouteux, à 60 mètres d'altitude ; et également à Amponbosihanaka, à Ampasimentera, à Andranofasy, etc.

Partout la sécrétion de ces arbres est jaune d'or ; à l'air toutefois elle brunit peu à peu. La substance récoltée depuis peu de temps a un peu la couleur de l'encaustique, qu'elle conserve intérieurement ; elle est sans odeur, un peu adhésive au doigt, et est cassante et friable, mais ne se pulvérise pas facilement à cause de sa consistance légèrement visqueuse.

C'est une gomme-résine, car l'eau en dissout 13 p. 100 environ, pendant que l'acétone en dissout 62 p. 100. Il s'en dissout, d'autre part, à peu près la même quantité dans le chloroforme, 54 à 55 p. 100 dans l'alcool absolu, 52 à 53 p. 100 dans le toluène et dans l'éther.

La gomme, au sortir de l'étuve, est sèche et très friable, jaune rougeâtre ; sa solution aqueuse est jaunâtre.

La résine, à l'étuve et dans les mêmes conditions que la gomme, est liquide et ne se solidifie que par refroidissement ; elle est rouge foncé, et ses solutions dans l'acétone, le chloroforme, la benzine, le toluène, l'alcool absolu sont rouge sang.

Tsimatimia pedicellata nov. sp.

Arbor, 1-2 m. alta ; foliis breviter petiolatis, ovatis, 6-7 cm. longis, 2-2^{cm},5 latis, apice acutis etiamque aliquid acuminatis. Flores masculi axillares, fasciculati, pedicellati (1^{cm},5) ; caliculi squamis 2 ; sepalis 2 ; petalis constanter 5 ; staminibus multis sub disco centrali insertis.

Cet arbre des terrains primitifs gneissiques des forêts de l'Ankaizina est encore un *tsimatimanonta* à gomme-résine jaune d'or ; et, par le nombre de ses pétales, différent de celui des sépales, il nous semble bien devoir être encore rangé dans notre genre *Tsimatimia.* Mais ici le nombre des pièces florales serait plus constant que chez le *Tsimatimia Pervillei*, car il y aurait assez régulièrement deux petites bractées, deux sépales beaucoup plus grands, et cinq pétales. Le périanthe serait donc

Betsiboka ; il y en a un autre — qui est celui dont nous parlons — qui traverse la causse d'Ankoala et se jette dans le Bemarivo.

plus souvent le périanthe typique, tel que nous l'avons admis pour le genre *Tsimatimia* ; et cette constance prouverait que nous avons eu raison d'admettre comme diagramme normal de l'espèce précédente celui que nous avons indiqué. Par ses feuilles, par l'ensemble floral, la plante serait d'ailleurs, en même temps, très voisine — si ce n'est le caractère important du nombre des pétales — des deux *Rheedia* suivants et peut certainement contribuer à nous faire rapprocher les deux genres.

Outre la plus grande régularité de la fleur, nous distinguons ce nouveau *Tsimatimia* du *Tsimatimia Perrillei* par la plus grande longueur (jusqu'à 2 cm.) de ses pédicelles très grêles, et aussi par ses feuilles plus petites, moins coriaces, plus acuminées, assez régulièrement ovales.

C'est un petit arbre ou un arbuste très rameux, de 5 à 12 mètres.

Les feuilles, qui sont persistantes, sont assez brièvement (5 à 7 millimètres) pétiolées ; le limbe est ovale, de 6 à 7 cm. de longueur sur 2 cm. à $2^{cm},5$ de largeur, aigu et même souvent un peu acuminé au sommet, très aigu à la base, vers le pétiole. La nervure principale est saillante sur les deux faces ; les nervures secondaires, un peu obliques, sont très fines et très rapprochées, et dans leurs intervalles les nervures suivantes forment un réseau.

Les fleurs mâles — les seules que nous connaissions — et que nous avons dit déjà être longuement pédicellées, sont par groupes axillaires de 3 ou 4. Les 2 sépales sont arrondis, mais un peu plus larges ($3^{mm}.5$ dans la fleur ouverte) que longs (3 mm.). Les 5 pétales, de plus en plus grands et de plus en plus blancs de l'extérieur vers l'intérieur, sont aussi arrondis, mais plutôt plus longs que larges ; le plus externe a, par exemple, 5 millim. sur 4. Les étamines sont groupées en grand nombre autour d'une masse centrale large et aplatie qui est le disque, surmonté d'un rudiment d'ovaire ; les filets ont 3 millim. environ et les anthères sont presque globuleuses.

Nous ne connaissons ni les fleurs femelles ni les fruits.

Rheedia calcicola nov. sp.

Arbor 4-5 m. alta; foliis ovatis, 8-20 cm. longis, 4-6 cm. latis. Flores axillares, solitarii vel fasciculati, pedicellati. Flos

masculus : sepalis 2 orbiculatis; petalis 4; staminibus multis circa discum insertis. Flos femineus : ovario ovoideo 4-loculari, stigmate fungiformi coronato. Fructus pedicellati, apice rostrati, 2-4 loculares. Calcicola.

C'est un troisième *tsimatimanonta* des Sakalaves, et c'est un petit arbre de 4 ou 5 mètres, à exsudation résineuse jaune d'or.

Les feuilles sont coriaces. Typiquement, elles sont très régulièrement ovales, mais leurs dimensions peuvent être très variables. Chez des individus de la Moyenne-Mahavavy, le pétiole a 1 centimètre environ et le limbe de 8 à 9 centimètres sur 4 centimètres à $4^{cm},5$. Mais dans le ravin d'Antsahobé, près d'Amboanio, dans la région de Majunga, les limbes, sur certains pieds, ont, par exemple, 20 centimètres sur 6, ou 18 centimètres sur 4, le pétiole ayant 1 centimètre à $1^{cm},5$. D'autre part, alors que généralement dans les formes régulièrement ovales il y a rétrécissement égal à la base et au sommet, qui est aigu sans être acuminé, il est possible aussi que sur certains limbes le rétrécissement soit plus accentué vers le pétiole qu'à l'extrémité opposée, et aussi que le sommet tende à s'arrondir. La nervure médiane n'est jamais saillante que sur la face inférieure; les nervures secondaires, fines mais bien visibles, sont nombreuses, rapprochées, obliques, plus ou moins rapidement ramifiées.

L'espèce est dioïque. Les fleurs sont axillaires, isolées ou par petits groupes, sur des pédicelles de 4 à 8 millimètres.

L'interprétation de la structure florale peut, de prime abord, quelque peu embarrasser. La fleur présente, en effet, extérieurement de 2 à 5 petites écailles coriaces, dont deux sont un peu plus grandes que les autres, et alternes avec les deux grands sépales qui viennent ensuite. Si ces deux écailles étaient déjà considérées comme des sépales, la plante serait un *Garcinia*; si, au contraire, on les considère comme des bractées, l'espèce est un *Rheedia*.

Il ne nous semble guère discutable que de ces deux hypothèses ce soit la seconde qu'il faille admettre. La structure et l'aspect des pièces douteuses sont la structure et l'aspect des autres écailles plus petites; puis ces pièces sont souvent bilobées. Il faut aussi remarquer par ailleurs que les feuilles de la plante,

sauf par leurs dimensions, rappellent extraordinairement celles du *Rheedia arenicola* que nous allons décrire plus loin. Notre espèce est donc certainement un *Rheedia*, qui serait spécial aux terrains calcaires et un peu humides, comme le *Rheedia arenicola* va être spécial aux sols sablonneux et secs.

Dans la fleur mâle, les deux vrais sépales sont arrondis, convexes extérieurement, de 5 à 6 millimètres de hauteur sur 5 millimètres de largeur. Les pétales ont la même forme que ces sépales, et ont 6 à 7 millimètres sur 6. Les nombreuses étamines sont à filets libres, de 3 à 4 millimètres de longueur à peu près, à anthères un peu oblongues, les deux loges s'ouvrant vers l'intérieur par une fente longitudinale. Toutes ces étamines sont groupées autour d'un rudiment d'ovaire, que coiffe un stigmate en forme de chapeau tronconique, marqué de nombreux plissements radiaux qui le font un peu irrégulièrement côtelé.

Dans la fleur femelle, l'ovaire, un peu plus long que large, est à quatre loges uniovulées; le stigmate est en forme de champignon à bord entier.

Les fruits, un peu plus petits que ceux du *Tsimatimia Perrillei*, sont de forme générale un peu variable, car ils peuvent être plus ou moins arrondis, ou bien s'atténuer vers le pédicelle, pendant qu'ils s'élargissent au sommet; mais leurs caractères constants sont : 1° leur pédicelle assez long (1 centim.) et mince; 2° la présence à leur sommet, d'une sorte de prolongement en rostre cylindrique, plus ou moins long et épais et plus ou moins brusque, terminé par un stigmate discoïde entier, sensiblement de même largeur que le diamètre de ce rostre. A l'intérieur de ces fruits charnus sont deux, trois ou quatre loges contenant chacune une graine à embryon macropode.

L'arbre a été vu tout d'abord par l'un de nous, en 1904, dans la Moyenne-Mahavavy, dans le Tampoketsa, en sol jurassique calcaire, sur le bord des ruisseaux; mais nous le connaissons encore aujourd'hui dans les terrains crétacés des environs de Majunga, et nous l'avons cité notamment plus haut dans le ravin d'Antsahobé.

Rheedia arenicola nov. sp.

Arbor 3-8 m. alta; foliis coriaceis, supra præsertim nitidis, ovatis, apice acutis vel rotundatis, parvis (4-5 cm. longis, 2 cm. latis). Flores masculi axillares, solitarii vel fasciculati, pedicellati albi; caliculi bracteis nullis; sepalis 2 ovatis, basi latis; petalis 4, basi attenuatis, apice rotundatis; staminibus numerosis circa discum insertis. Arenicola.

Cette espèce, dans le Boina et l'Ambongo, se plait essentiellement dans les bois sablonneux très secs, tandis que la précédente habite, nous le savons, les terrains calcaires un peu humides. Elle donne la même gomme-résine jaune d'or que tous les *tsimatimanonta* que nous venons de décrire.

C'est un arbre de 3 à 8 mètres de hauteur, à rameaux verticillés, étalés. Ses feuilles, plus petites, plus brillantes que celles du *Rheedia calcicola*, ne permettent déjà pas de le confondre avec cet autre représentant du genre. Le pétiole a 6 à 7 millimètres; le limbe, brillant surtout sur la face supérieure, est ovale, long de 4 centimètres à $5^{cm},5$, large de 2 centimètres au plus, un peu rétréci vers le pétiole, anguleux ou arrondi au sommet. La nervure médiane est plus saillante sur la face supérieure que sur l'inférieure; les nervures secondaires, un peu obliques, sont nombreuses, rapprochées, bien visibles, quoique fines.

Les fleurs — dont nous ne connaissons que les mâles — sont axillaires, isolées ou par petites cymes pauciflores, nettement pédicellées (6 à 9 millimètres); elles sont blanches. Les deux sépales sont ovales, arrondis au sommet, mais larges presque dès la base; ils ont 3 millimètres à $3^{mm},5$ de longueur sur $2^{mm},5$ à 3 millimètres de largeur. Les quatre pétales sont ovales, rétrécis vers la base, arrondis au sommet, vers lequel ils ont leur largeur maxima; ils ont environ $5^{mm},5$ de longueur sur $4^{mm},5$ de largeur. Les étamines, à anthères elliptiques, sont très nombreuses, à filets libres (2 millimètres environ), insérés autour d'un disque central très réduit.

Les fruits — que nous ne possédons pas en herbier — ressembleraient à ceux du *Tsimatimia Perrillei*, mais seraient plus petits.

Nous connaissons la plante, dans le stat déjà indiqué, au

sommet des collines de la région de Madirovalo, dans le Boina, et près de Manongarivo, dans l'Ambongo. Elle croît aussi dans les bois sablonneux secs du Bongo-Lava.

Ochrocarpus angustifolius Pl. et Tr.

Dans le Manongarivo comme dans l'Ankaizina c'est encore un des *tsimatimanonta* des indigènes.

Planchon et Triana n'ont décrit de cette espèce que les feuilles, car le spécimen qu'ils ont examiné ne portait qu'un bouton floral terminal, qu'ils n'ont pu analyser. Nous ne sommes pas mieux renseignés par Vesque, qui a simplement — il le dit lui-même — recopié la courte description des deux botanistes précédents, ainsi que la remarque dont ils l'ont fait suivre : « Évidemment du même genre que l'*Ochrocarpus sessiliflorus* (*Mammea sessiliflora*), bien que nous n'en ayons pu analyser l'unique bouton. Le facies, la réticulation des feuilles, leurs points translucides et l'apparence du bouton justifient cette détermination générique. »

Malgré la difficulté d'établir une comparaison dans ces conditions, nous ne doutons pas que, avec ses feuilles allongées et étroites, à nervation réticulée et à nombreux points translucides, le *tsimatimanonta* récolté en fleurs par l'un de nous dans le Manongarivo appartienne à cette espèce, telle que nous l'avons vue représentée dans l'herbier du Muséum de Paris ; et nous pouvons donc donner les caractères, qui sont encore pour la plupart inconnus, de cet *Ochrocarpus angustifolius*.

C'est un arbre de 6 à 12 mètres de hauteur, à feuilles persistantes.

Les rameaux sont verruqueux ; les feuilles sont brièvement (2 à 4 millimètres) pétiolées. Le limbe est étroit, oblong, de 7 à 12 centimètres de longueur sur $1^{cm},5$ à $2^{cm},5$ de largeur, un peu rétréci vers la base, qui toutefois est ordinairement obtuse, retréci aussi vers le sommet, qui est anguleux, ou quelquefois arrondi. Les nervures secondaires sont faiblement visibles ; les nervures d'ordres suivants s'anastomosent ; et dans les mailles ainsi formées sont les points translucides que nous avons déjà signalés et que forment, par transparence, les poches secrétrices.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs sont ordinairement axillaires. Dans les échantillons que nous avons examinés, les fleurs femelles sont isolées, et les fleurs mâles, légèrement plus petites, sont isolées ou par groupes de 2 à 4. Toutes sont assez longuement pédicellées (10 à 15 millimètres).

Dans la fleur mâle, le calice, d'abord clos, se divise ensuite en deux sépales orbiculaires, de 7 à 8 millimètres de longueur sur une largeur à peu près égale, convexes extérieurement, et munis d'une toute petite pointe au sommet. Les pétales, au nombre de 4, plus rarement de 5, sont blancs quand la fleur est fraîche, un peu ovales, et ont 10 millimètres environ sur 8. Le centre est occupé par de très nombreuses étamines, dont les filets, de $3^{mm},5$ de longueur à peu près, sont libres et surmontés d'anthères oblongues, un peu plus larges au sommet qu'à la base.

Dans la fleur femelle, l'ovaire est subglobuleux, se retrécissant toutefois un peu vers le sommet, où est un court style, avec deux lobes stigmatiques redressés. Ces lobes s'élargissent de la base vers le sommet, qui est arrondi et à bords irrégulièrement dentelés.

Dans les bois du Manongarivo, l'espèce croît sur les bords des torrents, sur les grès et les schites liasiques. Sa résine, d'abord blanche, brunit ensuite.

On la retrouve sur les gneiss dans les bois du mont Tsitondraina : les feuilles, là, sont un peu plus grandes et ont, par exemple, parfois 15 à 20 centimètres de longueur sur 4 à 6 centimètres de largeur. L'arbre a 15 à 20 mètres et est à écorce noirâtre et à bois blanc. Les fruits vus par l'un de nous étaient ou sphériques ou ovoïdes et, dans ce dernier cas, avaient 35 à 40 millimètres de longueur sur 30 à 35 millimètres de largeur ; ils étaient charnus, indéhiscents et portés sur des pédicelles de 15 à 20 millimètres. La résine était jaune d'or.

Appelé *tsimatimanonta* dans cette région, l'arbre porte le même nom dans l'Ankaizina. Sur les gneiss de cet Ankaizina, au bord des torrents, les pieds vus par l'un de nous n'étaient que des arbustes de 4 ou 5 mètres, très rameux. Les feuilles étaient, par contre, plus grandes encore que sur le Tsitondraina :

elles avaient souvent de 18 à 22 centimètres de longueur sur 6 à 7 centimètres de largeur. Les fruits étaient encore sphériques ou un peu plus longs que larges, mais, dans ce dernier cas, pouvaient avoir 45 à 47 millimètres de longueur sur 35 à 37 millimètres de largeur. Ils étaient à pulpe peu épaisse et contenaient ordinairement deux graines. La résine était jaune pâle.

Dans les bois sablonneux des environs de Madirovalo, dans le Boina, ce n'est encore qu'un arbuste de 3 à 4 mètres de hauteur, mais avec des feuilles plus petites, de 8 à 16 centimètres de longueur sur $1^{cm},5$ à 3 centimètres de largeur, à limbe plus anguleux que d'ordinaire à la base. Les fruits sont un peu ovoïdes, de 25 millimètres sur 20, avec un reste du style au sommet ; celui que nous avons ouvert, parmi nos échantillons d'herbier, ne renfermait qu'une grosse graine, surtout constituée par deux cotylédons épais, soudés en une seule masse.

Ochrocarpus eugenioides Pl. et Tr.

Cette espèce, qui est le *Mammea eugenioides* et aussi le *Calysaccion eugenioides* de Planchon et Triana, est encore un *Ochrocarpus* plutôt signalé que vraiment décrit par ces deux botanistes, qui, après avoir donné les caractères des feuilles, ajoutent seulement que les fleurs sont par fascicules axillaires, soit sur les rameaux feuillés, soit sur les parties dénudées et ont, lorsqu'elles sont en bouton, la grosseur d'un grain de poivre. Vesque n'est pas plus précis, et nous ne sommes un peu mieux renseignés que par la planche de Baillon.

Mais c'est de la comparaison de nos échantillons avec ceux de l'herbier du Muséum de Paris que nous croyons pouvoir conclure que notre plante est l'espèce de Planchon et Triana.

C'est un arbre de 10 à 15 mètres de hauteur, à feuilles persistantes et à fleurs blanches, et dont le tronc excrète une résine jaune.

Dans le massif du Manongarivo, il croît sur les gneiss, dans les bois du versant du Sambirano, vers 800 mètres d'altitude.

Les feuilles sont brièvement (1 centimètre au plus) pétiolées ; le limbe est coriace, oblong-elliptique ou ovale, de 9 à 14 centimètres de longueur sur 17 millimètres à 5 centimètres de

largeur, anguleux à la base, arrondi ou aigu ou brièvement acuminé au sommet, jaunâtre en-dessous à l'état sec.

La nervure principale seule est bien saillante sur la face inférieure ; les nervures d'ordres suivants le sont beaucoup moins. La nervation est finement réticulée ; et dans les mailles on distingue plus ou moins difficilement, par transparence, des ponctuations brunâtres. Sur beaucoup de limbes épaissis ces ponctuations deviennent invisibles.

L'espèce est toujours dioïque. Les fleurs, nettement pédicellées, sont axillaires. Sur les rameaux que nous possédons en herbier, les femelles sont toujours isolées, les mâles sont isolées ou en petits fascicules pauciflores. Le calice, dans le bouton, est clos ; lors de l'anthèse, il se divise en deux sépales arrondis, de 7 millimètres de longueur et de largeur. Les quatre pétales sont aussi arrondis ; les deux externes ont 1 centimètre environ en tous sens, les deux internes sont un peu plus petits et n'ont que 7 millimètres. Dans la fleur mâle, les nombreuses étamines sont indépendantes, à filets grêles, de 4 millimètres de longueur ; les anthères sont elliptiques, quoique un peu plus larges au sommet qu'à la base, leurs deux loges dépassant un peu l'extrémité du connectif. Dans la fleur femelle, l'ovaire, presque globuleux, à deux loges, est surmonté de deux lamelles rabattues, qui s'élargissent de la base vers le sommet, où elles sont arrondies.

Ochrocarpus sanguineus nov. sp.

Folia breviter (9-12 mm.) petiolata ; limbum 13-18 cm. longum, 5-6 cm. latum, basi, petiolum versus, attenuatum, apice, rotundato vel anguloso, acuminato necne, dilatatum. Flores solitarii ; calyce diphyllo sanguineo, primum clauso, mox in valvas 2 aperto ; petalis 4, albis ; staminum numerosorum filamentis inæqualibus, omnibus quam ovarium brevioribus ; ovario ovoideo 2 vel 4-loculari ; stigmate bilobato conico.

Cette espèce est très voisine, à plusieurs égards, de l'*Ochrocarpus Goudotianus* Pl. et Tr. Les feuilles notamment sont presque les mêmes, lorsqu'on les compare à celles des échantillons de l'herbier du Muséum de Paris. La différence est plus grande lorsqu'on se reporte à la figure donnée par Baillon dans son

Atlas des plantes de Madagascar : les feuilles représentées dans cet Atlas sont à sommet plus arrondi que les nôtres, qui ont leur extrémité supérieure plus anguleuse et même légèrement et obtusément acuminée. D'autre part, les fleurs, dans la plante représentée par Baillon, sont groupées en cymes terminales (alors, il est vrai, que Planchon et Triana les disent axillaires) ; enfin les anthères sont indiquées comme discoïdes, et le stigmate serait à quatre lobes. Dans notre plante, les fleurs sont axillaires, les anthères sont allongées, et il n'y a que deux grands lobes stigmatiques. Pour éviter une confusion fâcheuse, nous appliquerons donc à une nouvelle espèce les renseignements que nous pouvons fournir sur notre *Ochrocarpus*, qui est un arbre croissant sur le basalte dans les bois du Manongarivo, vers 1600 mètres d'altitude.

Cet arbre, haut de 6 à 12 mètres, est très rameux, et ses branches sont subverticillées, comme celles du *Tsimatimia Pervillei*. Le tronc excrète une subtance résineuse blanc jaunâtre, qui brunit ensuite peu à peu.

Les feuilles sont persistantes, sombres, très coriaces. Leur pétiole est court (9 à 12 millimètres), épais (4 millimètres). Le limbe a de 13 à 18 centimètres de longueur sur 5 à 6 centimètres de largeur ; il est surtout large dans sa moitié supérieure, dont le sommet s'arrondit ou est anguleux, avec, ou non, un petit acumen obtus ; la moitié inférieure se rétrécit graduellement vers le pétiole. Ce limbe est donc oblong-cunéiforme. La nervure principale est un peu saillante sur la face inférieure ; les nervures secondaires, nombreuses, sont moins marquées, mais néanmoins bien visibles, et elles sont faiblement obliques par rapport à cette nervure principale. Elles se bifurquent plus ou moins loin des bords, les extrémités des bifurcations s'unissant en une nervure presque marginale. Dans les mailles que forment les nervures suivantes on aperçoit çà et là, par transparence, aux endroits moins épaissis, quelques ponctuations jaunâtres.

Toutes les fleurs que nous avons vues — et qui sont isolées sur les rameaux dont les feuilles sont tombées — sont hermaphrodites. Les boutons, très régulièrement ovoïdes, ont une couleur rouge-sang. Cette couleur est celle du calice, qui, complètement clos à ce moment, se déchire plus tard en deux sépales très

épais, coriaces, ovales, aigus, bombés extérieurement, de 17 millimètres de longueur sur 13 millimètres de largeur. Les quatre pétales sont plus minces et blancs, oblongs-elliptiques, obtus, de 16 à 17 millimètres sur 8 ou 9. Le premier est recouvrant, deux autres sont mi-partie recouverts et mi-partie recouvrants ; le quatrième est recouvert,

Mais, vers le haut, tous ces pétales se tordent en s'échancrant un peu latéralement et en se recouvrant alternativement. Les étamines, nombreuses, sont libres et à filets inégaux ; mais les plus longues mêmes sont plus courtes que l'ovaire. Les anthères, allongées, sont retrécies vers la base et tronquées au sommet ; leurs loges polliniques sont à peu près parallèles. L'ovaire est à deux loges biovulées ou à quatre loges uniovulées ; il est légèrement ovoïde. Dans les fleurs sèches, ses parois sont marquées longitudinalement de cannelures irrégulières, correspondant aux empreintes laissées à sa surface par les étamines ; dans la partie qui dépasse les extrémités de toutes ces étamines, la paroi paraît plus épaisse et simule ainsi une calotte à bords laciniés qui coifferait toute cette région. Au sommet même, et recouvrant donc en partie cette calotte apparente, sont deux lamelles stigmatiques semi-orbiculaires, dont les bords externes sont irrégulièrement lobés-ondulés, pendant que les bords internes se rapprochent étroitement, en donnant à l'ensemble la forme d'un cône terminal, assez large et obtus.

Garcinia ochrocarpoides nov. sp.

Paragarcinia. Arbor 5-12 m. alta ; foliis longe petiolatis (1^cm,5 — 2 cm.) ; limbo oblongo-ovato, 10-18 cm. longo, 4-7 cm. lato, apice acuto vel rotundato, basi petiolum versus longe attenuatâ. Flores feminei fasciculati, axillares vel terminales ; alabastris non apiculatis ; calyce diphyllo, primum clauso, mox in 2 valvas rotundas aperto ; 4 petalis sepalis fere similibus, 2 interioribus attamen paulo brevioribus ; ovario 4-loculari, stigmate crasso sessili umbonato coronato.

Malgré le calice clos de ses boutons floraux, qui, à première vue, pourrait la faire rattacher au genre *Ochrocarpus*, cette plante nous semble plutôt devoir être rangée dans la section *Paragarcinia*.

Créée par Baillon dans le genre *Ochrocarpus* pour l'espèce *Ochrocarpus decipiens*, cette section fut transportée par Vesque dans le genre *Garcinia*, lorsque ce dernier botaniste eut découvert — ou cru découvrir, car ce serait l'*Ochrocarpus multiflorus* Hoffm. — son *Garcinia disepala*, qui, selon lui, ne peut être considéré que comme un *Garcinia* et cependant, d'autre part, ne peut être séparé génériquement de l'*Ochrocarpus decipiens*. Vesque dit, d'ailleurs, à ce sujet : « M. Baillon était à peu près obligé de faire de l'espèce *Ochrocarpus decipiens* un *Ochrocarpus*, mais la découverte du *Garcinia disepala* établit un lien étroit entre elle et les vrai *Garcinia*. C'est pourquoi j'ai transporté toute la section *Paragarcinia* de M. Baillon dans le genre *Garcinia*. Il n'est que juste de reconnaître que M. Baillon a prévu un tel changement. »

C'est surtout le groupement des étamines en phalanges autour d'un rudiment de pistil qui justifie pour Baillon, puis pour Vesque la création de la section *Paragarcinia*. Or nous ne possédons malheureusement pas les fleurs mâles de la plante que nous décrivons ici, mais nous remarquons que, dans les fleurs femelles, les très courtes étamines qui entourent la base de l'ovaire ne sont pas régulièrement réparties, mais sont réunies par petits groupes ; la nervation des limbes, non nettement reticulée, étant plutôt, en même temps, celle des *Garcinia* que des *Ochrocarpus*, nous admettons donc que nous sommes en présence d'un nouveau représentant de ces *Paragarcinia*, que nous nommerons le *Paragarcinia ochrocarpoides*. Et ce serait la quatrième espèce connue dans la section, car Drake del Castillo a encore décrit un *Garcinia comorensis*, voisin du *Garcinia disepala*.

Dans le massif du Manongarivo, notre *Garcinia ochrocarpoides* croît sur le gneiss, dans les bois du versant du Sambirano.

C'est un arbre de 5 à 12 mètres, à écorce brunâtre, à bois blanc, à feuilles persistantes. Sa substance résineuse (1), d'abord blanche, puis rougeâtre, est peu abondante.

(1) Il est bien probable que c'est une gomme-résine. Toutefois, comme nous n'avons pu examiner que le produit du *Tsimatimia Pervillei*, nous nous servons, pour tous les *Garcinia* et *Ochrocarpus* décrits ici, du terme de « substance résineuse », sans préciser davantage.

Les feuilles sont à peu près celles du *Garcinia comorensis* Dr. Rougeâtres lorsqu'elles sont jeunes, comme les feuilles de presque toutes les Clusiacées du nord-ouest, elles sont, à l'état adulte, assez longuement pétiolées (1^{cm},5 à 2 centimètres). Leur limbe est ovale-oblong, de 10 à 18 centimètres de longueur sur 4 à 7 centimètres de largeur ; il est aigu, et même légèrement acuminé, ou, au contraire, arrondi au sommet, et s'atténue longuement à la base vers le pétiole. Les nervures secondaires, très nombreuses, et plus ou moins obliques par rapport à la nervure principale, sont fines, et néanmoins bien visibles sur les deux faces.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs femelles — les seules que nous connaissions — sont en petites cymes courtes, axillaires ou terminales. Les boutons sont globuleux, mais non apiculés comme ceux du *Garcinia comorensis* et du *Garcinia disepala* ; ils sont beaucoup plus petits que ceux du *Garcinia comorensis* que nous avons vus dans l'herbier du Muséum de Paris. Le pédoncule principal de la cyme est court ; les pédicelles ont 5 millimètres environ ; les bractées sont longues et étroites, aiguës.

Le calice, d'abord clos, se déchire ensuite en deux sépales arrondis, convexes extérieurement, de 3 à 4 millimètres. Les 4 pétales, dont les deux externes sont recouvrants et les deux internes recouverts, sont sensiblement de même forme. Les deux externes ont, en outre, à peu près les mêmes dimensions ; les deux internes sont légèrement plus petits ; tous sont longitudinalement veinés. L'ovaire est globuleux, ou un peu plus large que haut, à quatre loges uniovulées, et est coiffé d'un stigmate fungiforme.

Garcinia verrucosa nov. sp.

Arbor 5-20 m. alta; foliis crassis, petiolatis (1^{cm},5 2-cm.) : limbo 10-13 cm. longo, 4^{cm},5-10 cm. lato, ovato-oblongo, vel elliptico; apice basique æqualiter angulosis, vel apice rotundato. Flores fasciculati; 4 sepalis orbicularibus, 3-4 mm. longis latisque; 4 petalis similibus, 7 mm. longis et latis; staminibus 4-delphis; disco centrali 4-lobo, ruminato. Fructus inæqualiter verrucosi.

Ce *tsimatimanonta* a le port des *Tsimatimia*. Sur le calcaire,

dans la Moyenne-Mahavavy, il a 5 à 6 mètres, mais sur les gneiss de l'Ankaizina, sur les bords des torrents, il atteint 15 à 20 mètres.

Ses feuilles sont coriaces, très régulièrement ovales-oblongues ou elliptiques, arrondies ou anguleuses au sommet, plus ou moins anguleuses à la base ; celles qui sont ovales-oblongues ont la base et le sommet absolument semblables. Le pétiole a de $1^{cm},5$ à 2 centimètres de longueur; le limbe a de 10 à 22 centimètres de longueur sur $4^{cm},5$ à 10 centimètres de largeur. La nervure médiane seule est saillante ; les nervures secondaires, nombreuses sans être très rapprochées, un peu obliques, arquées aux extrémités, sont bien visibles, mais fines.

Les fleurs sont par groupes d'une dizaine, axillaires et brièvement pédonculées dans les fleurs mâles, les seules que nous connaissions. Les quatre sépales sont orbiculaires, convexes extérieurement, souvent un peu inégaux, de 3 à 4 millimètres de longueur, sur une largeur à peu près égale ou légèrement plus grande. Les quatre pétales sont également arrondis, de 7 millimètres environ de longueur et de largeur. Les étamines, à anthères plus ou moins sphériques, sont groupées, par 16 à 20, en quatre faisceaux à filets soudés, de 5 millimètres environ de hauteur. Avec ces quatre faisceaux alternent quatre glandes aplaties, de 2 millimètres à peu près de hauteur, à surface fortement ruminée.

Ces quatre grosses glandes du disque central rapprocheraient notres espèce des *Xanthochymus*, mais sa tétramérie l'éloigne d'autre part de cette section.

Les fruits — dont l'un de nous a noté sur place les principaux caractères — ont 7 à 8 centimètres de longueur sur 9 à 10 centimètres de largeur : ils sont un peu rétrécis vers le sommet et à base tronquée ; enfin ils présentent quatre ou cinq grosses côtes irrégulières. Toute la surface est couverte de gros mamelons irréguliers arrondis.

L'exsudation résineuse est ordinairement jaune citron, puis brunâtre. Nous connaissons l'arbre sur les gneiss de l'Ankaizina, et aussi sur le calcaire dans la Moyenne-Mahavavy ; elle est généralement dans les gorges humides, au bords des torrents.

D'après les feuilles, il nous semble bien que c'est ce même

arbre que l'un de nous a retrouvé sur les gneiss, dans le Sambirano, à 600 mètres d'altitude. La résine serait parfois jaune d'or comme celle de la plupart des *tsimatimanonta*.

Garcinia crassiflora nov. sp.

Arbor 10-12 m. alta; foliis breviter petiolatis (5-6 mm.), noncrassis; limbo ovato, basi et apice attenuatis, apice plus minus acuminato, 5-11 cm. longo, 2-3 cm. lato. Flores masculi solitarii, terminales; 4 sepalis crassis, margine attamen tenui et albidâ; 4 petalis fere similibus sed adhuc crassioribus; staminum filamentis in columnam quadrangulam coalitis.

Cette espèce est un arbre de 10 à 12 mètres de hauteur, dont la substance résineuse, blanc jaunâtre quand elle est fluide, devient jaune d'or en se solidifiant.

Les feuilles, qui sont persistantes, sont opposées, minces, à pétiole court, à limbe ovale, rétréci aux deux extrémités, plus ou moins acuminé au sommet.

Dans les échantillons que nous possédons en herbier, ces feuilles sont plus grandes et plus minces sur les spécimens provenant des gneiss que sur ceux qui ont été recueillis sur les grès et schistes liasiques. Dans les premiers, le pétiole a 5 ou 6 millimètres, et le limbe 5 cm. à 6^{cm},5 sur 2 centimètres à 2^{cm},5; dans les seconds, le pétiole a encore 5 ou 6 millimètres, mais le limbe, qui est en outre plus acuminé au sommet, a 7 à 11 centimètres sur 2^{cm},5 à 3 centimètres. Les plus grands limbes sont souvent plus larges dans le tiers inférieur que dans le tiers supérieur, mais ce caractère ne se retrouve pas sur les plus petites feuilles des mêmes pieds, qui sont plus régulièrement ovales et ressemblent absolument aux feuilles des individus croissant sur le lias.

La plante est dioïque.

Les fleurs mâles sont isolées et terminales, généralement sur de courts rameaux; leurs pédicelles, assez épais, ont 5 à 6 millimètres de longueur.

Des quatre sépales, deux sont recouvrants et deux recouverts; tous sont arrondis, de 6 à 8 millimètres de longueur et de largeur, bombés extérieurement, épais et verts, leur bord toutefois — du moins à sec — étant aminci et blanchâtre.

Les pétales ont la même forme générale et à peu près les mêmes dimensions, mais sont encore plus épais, et d'un blanc pur quand la fleur est fraîche. Généralement, l'un est recouvrant, deux sont mi-partie recouverts et mi-partie recouvrants, et le quatrième est recouvert.

Les nombreux filets staminaux sont soudés en une colonne à quatre angles ; vu d'en haut, l'androcée est à contour carré, avec ses côtés un peu concaves. Les anthères qui garnissent tout le sommet bombé de cette colonne sont, par suite de leur compression réciproque, de forme vaguement pyramidale triangulaire, les loges polliniques étant tournées vers l'intérieur.

Nous ne connaissons pas les fleurs femelles et nous ne possédons pas malheureusement en herbier les fruits, qui ont été égarés. C'est de mémoire que l'un de nous croit pouvoir dire qu'ils sont charnus (avec une pulpe farineuse), plus larges que hauts (6 centimètres sur 4), très déprimés au sommet, où est un court acumen, à cinq loges, et déhiscents en cinq valves.

Les deux derniers caractères (nombre de loges et déhiscence) sont surtout intéressants, puisque la fleur, par ses autres verticilles, est tétramère et que, d'autre part, les fruits des *Garcinia* sont ordinairement indéhiscents.

Nous regrettons d'autant plus de ne plus posséder ces fruits, et de ne pouvoir dès lors insister sur les particularités qu'ils semblent offrir. Nous ne voulons même pas, d'ailleurs, pour l'instant, comprendre leur description dans la diagnose de l'espèce.

L'arbre croît dans les bois, sur les deux terrains (lias et gneiss) que nous avons signalés plus haut, dans le Manongarivo et le Sambirano.

Garcinia asterandra nov. sp.

Arbor 10-15 m. alta; foliis crassis, breviter petiolatis (7-9 mm.); limbo ovato vel obovato, 3-5 cm. longo, 1cm,5-3cm,5 lato, nonnunquam fere aequaliter ovato, basi acuto, apice, semper attamen obtuso, angulato, interdum basi attenuatissimo, apice rotundissimo. Flores masculi solitarii; sepalis 4, exterioribus minoribus; petalis 4 ovatis, crassis; staminum filamentis in columnam quadrilobatam coalitis.

C'est un arbre de 10 à 15 mètres, dont la substance résineuse est jaune d'or.

Les feuilles sont persistantes, coriaces, ovales ou obovales, de 3 à 5 centimètres de longueur sur $1^{cm},5$ à $3^{cm},5$ de largeur. Le pétiole est court (7 à 9 millimètres), épais. Le limbe est parfois presque régulièrement ovale, aigu à la base et anguleux au sommet, qui toutefois reste obtus ; d'autres fois, l'atténuation vers le pétiole, à la base, est plus grande, tandis que le sommet, au contraire, s'arrondit presque, et la forme générale devient un peu spatulée. Entre ces deux termes extrêmes il y a évidemment tous les intermédiaires, et parfois sur le même rameau.

L'espèce est dioïque.

Les fleurs mâles sont solitaires sur le vieux bois ; elles sont à pédoncules courts. Les quatre sépales sont en croix, orbiculaires, concaves intérieurement et carénés sur le dos. Les deux premiers, opposés, sont nettement plus petits que les deux autres, tout en étant, en outre, un peu inégaux entre eux ; l'un a 7 millimètres de longueur et de largeur, et l'autre 8 millimètres. Les deux plus grands, plus concaves et plus carénés que les précédents, ont l'un 11 millimètres dans les deux sens, et l'autre 13 millimètres. Tous sont épais et jaunâtres.

Les quatre pétales sont arrondis au sommet, comme les sépales, mais ils sont plus ovales, car ils sont plus longs (13 millimètres) que larges (9 à 10 millimètres) ; puis ils sont tous égaux et plans. Ils sont épais et blancs.

Les étamines, très nombreuses, sont toutes soudées par leurs filets en un corps central, sur lequel quatre ailes longitudinales déterminent quatre angles bien nets ; ce qui donne à la masse générale vue d'en haut la forme d'une étoile à quatre branches qui serait couverte d'anthères.

L'arbre, dans le massif du Manongarivo, croît dans les bois un peu humides, sur les grès liasiques, vers 1400 mètres d'altitude.

Calophyllum recedens nov. sp.

Arbor 25-30 m. alta; foliis petiolatis (1 cm.-$1^{cm},5$), crassis, glabris, nitidis ; limbo æqualiter ovato, 6-9 cm. longo, 2 cm.-

3^{cm},5 lato, basi acuto, apice acuto etiamque obtuse acuminato, lineato-nervoso. Racemi axillares, folio breviores; flores longe (10-15 mm.) pedicellati, albi; sepalis 2 exterioribus leviter crassis, apice rotundis, 5-6 mm. longis latisque; 2 interioribus petalis fere similibus, oblongis, obtusis, 10 mm. longis, 5 mm. latis; petalis 6, oblongis, apice obtusis vel nonnunquam leviter angulatis; staminum filamentis liberis; ovario glabro, ovoideo. Drupa ovoidea, 3^{cm},5 longa, 2^{cm},5-3cm. lata, abrupte et breviter apice attenuata.

Ce *Calophyllum* — que nous ne pouvons identifier à aucune des huit espèces du genre actuellement connues à Madagascar — est un grand arbre de 25 à 30 mètres de hauteur, qui sécrète une substance résineuse jaune, odorante.

Ses feuilles, nettement pétiolées (1 centimètre à 1^{cm},5) sont entièrement glabres, persistantes et coriaces. Le limbe, lorsqu'il est frais, est un peu plissé en gouttière, mais verdâtre ou vert en dessus, plus clair en dessous; en herbier, il est brunâtre ou vert, brillant. Il est régulièrement ovale et a de 6 à 9 centimètres de longueur sur 2 centimètres à 3^{cm},5 de largeur; il est anguleux à la base et aigu, ou même obtusément acuminé, au sommet. La nervure médiane est seule saillante, et l'est surtout sur la face inférieure; les nervures secondaires sont, comme chez les autres *Calophyllum*, fines, innombrables, rapprochées, complètement enfouies dans le tissu mou.

Les inflorescences sont des grappes axillaires, situées vers les extrémités des rameaux. Sur l'axe principal, les fleurs sont plus ou moins opposées, espacées (3 à 10 millimètres), longuement pédicellées (10 à 15 millimètres). Chaque inflorescence est un peu plus courte que sa feuille axillante. Les fleurs sont blanches; les anthères seules sont jaunes.

Les deux sépales extérieurs sont très différents des deux internes, qui ressemblent beaucoup aux pétales. Ces deux sépales extérieurs sont un peu coriaces, arrondis, de 5 à 6 millimètres de longueur sur une largeur égale. Les deux internes sont plus mous, oblongs, obtus, et ont 10 millimètres environ sur 5. Il y a généralement 6 pétales, qui sont oblongs, de même longueur à peu près que les deux sépales internes, obtus ou arrondis ou quelquefois un peu anguleux au sommet.

Les étamines sont à filets libres et grêles, de 3^{mm},5 en

moyenne ; les anthères sont elliptiques (1 millimètre environ sur 0mm,600).

L'ovaire, glabre, est à une loge uniovulée ; il est ovoïde (2 millimètres de longueur), atténué aux deux extrémités ; le style a 5 millimètres de longueur environ et se termine en stigmate légèrement dilaté, tronqué comme celui du *Calophyllum Inophyllum*.

Les fruits sont des drupes pendantes, ovoïdes de 3cm,5 environ de longueur sur 2cm,5 à 3 centimètres d'épaisseur, brusquement rétrécies, tout à fait au sommet, en pointe courte et obtuse. Le péricarpe, jaune orange, est un peu charnu, à saveur de térébenthine ; il est mangé par les lémuriens.

La floraison a lieu en septembre et octobre ; c'est exceptionnellement et anormalement qu'on l'observe en janvier.

Tandis que le *Calophyllum Inophyllum* est plutôt, en tous pays, un arbre du littoral, notre espèce, à Madagascar, est au contraire plutôt un arbre de l'intérieur, car il est surtout fréquent sur les terrains primitifs. Nous le connaissons, par exemple : dans le Haut-Bemarivo ; à Firingalava, entre Mevatanana et Andriba ; sur les rives du Kimangora, affluent de droite de la Mahajamba. A Morataitra, cependant, au-dessus du confluent de la Betsiboka et de l'Ikopa, il est en terrain jurassique ; au Nord, dans la vallée de l'Ifasy, il est sur les schistes permiens. Dans cette dernière localité, il croît dans les bois secs ; mais, plus généralement, il avoisine les bords des cours d'eau.

Résumé

Si nous laissons à part le *Calophyllum recedens*, qui fait partie, parmi les Clusiacées, d'un tout autre groupe que les *Tsimatimia*, *Rheedia*, *Ochrocarpus* et *Garcinia*, nous pouvons, dans le tableau suivant, indiquer quelques-uns des caractères qui peuvent permettre de distinguer les diverses espèces que nous venons d'étudier.

- 2 sépales (4, 5 pétales, ou plus).
  - Sépales toujours distincts.
    - 5 pétales ou plus.
      - 5 pétales ou plus. Feuilles polymorphes, coriaces, souvent grandes.................................... *Tsimatimia Perrillei.*
      - 5 pétales. Feuilles ovales, acuminées, minces, 7-8 centimètres au plus. Pédicelles floraux longs et grêles ... *Tsimatimia pedicellata.*
    - 4 pétales.
      - Limbe ayant au moins 6 centimètres sur 4........... *Rheedia calcicola.*
      - Limbe ayant au plus 5 centimètres sur 2............. *Rheedia arenicola.*
  - Sépales d'abord soudés (4 pétales).
    - Étamines libres.
      - Lobes stigmatiques redressés Limbe nettement ponctué. *Ochrocarpus angustifolius.*
      - Lobes stigmatiques rabattus. Ponctuations peu visibles.
        - Pétales orbiculaires; limbe oblong-elliptique ou ovale..................... *Ochrocarpus eugenioides.*
        - Pétales elliptiques; limbe oblong-cunéiforme.............................. *Ochrocarpus sanguineus.*
    - Étamines soudées en cinq faisceaux........................ *Garcinia ochrocarpoides.*
- 4 sépales (4 pétales)..
  - Étamines en quatre faisceaux.. *Garcinia verrucosa.*
  - Étamines soudées en une colonne centrale ....
    - à 4 angles légèrement marqués .... *Garcinia crassiflora.*
    - à 4 angles saillants.................. *Garcinia asterandra.*

Beaucoup de ces espèces (*Tsimatimia Pervillei* ; *Tsimatimia pedicellata* ; *Rheedia calcicola* ; *Rheedia arenicola* ; *Ochrocarpus angustifolius* ; *Garcinia ochrocarpoides* ; *Garcinia verrucosa*), sinon toutes, sont appelées *tsimatimanonta* par les Sakalaves. Cette dénomination commune résulte de leur grande similitude de port ; on a pu remarquer aussi que la plupart sécrètent une substance résineuse qui a la même couleur jaune d'or que la gomme-résine du *Tsimatimia Pervillei*, et qui est probablement toujours voisine, par sa composition, de cette gomme-résine.

OBSERVATIONS ANATOMIQUES

SUR LES

CLUSIACÉES DU NORD-OUEST DE MADAGASCAR

(INFLUENCE DU MILIEU SUR LES VARIATIONS DE LEUR APPAREIL SÉCRÉTEUR)

Par H. JACOB de CORDEMOY

INTRODUCTION

L'organisation des Clusiacées est dominée par un caractère d'une constance remarquable : c'est l'existence, dans la structure de leur système végétatif, d'organes de sécrétion gommo-résineuse toujours bien différenciés, et, par suite, généralement faciles à observer. Toutes les plantes de cette famille possèdent, en effet, dans la racine, la tige, la feuille, la fleur, et aussi dans le fruit et la graine, un appareil de sécrétion constitué par des canaux sécréteurs ou des poches sécrétrices. Et comme, dans les divers genres de Clusiacées, cet appareil sécréteur offre une disposition particulière, ce caractère anatomique a pu être utilisé autant pour différencier ces genres que pour les grouper d'après leurs affinités naturelles.

Ce sont surtout les variations de cet appareil de sécrétion, sous l'action de certaines conditions de milieu, chez des espèces de Clusiacées presque toutes nouvelles et appartenant à la flore d'une région très restreinte, que je me propose de faire connaître. Aussi, sans prétendre faire l'historique de toutes les recherches concernant l'anatomie comparée des plantes de cette famille, je me bornerai à rappeler les principaux tra-

vaux sur l'appareil sécréteur des Clusiacées, qui doivent nécessairement servir de base à toutes recherches nouvelles.

Trécul (1), en 1866, publia le premier travail de quelque étendue sur cette question. Il décrivit les organes sécréteur de la tige et de la feuille de quelques *Clusia*, *Rheedia*, *Xanthochymus*, *Calophyllum* et *Mammea*.

Mais c'est surtout aux deux importants Mémoires de M. Van Tieghem (2) qu'il faut se reporter pour trouver les données les plus précises et les plus complètes sur l'appareil de sécrétion des Clusiacées. L'auteur y étudie celui-ci dans la racine, la tige, la feuille, et même quelques embryons.

En ce qui concerne la tige, qui va nous intéresser tout particulièrement, M. Van Tieghem signale quelques variations se manifestant à l'intérieur des faisceaux libéroligneux : non pas dans le bois qui est entièrement dépourvu de canaux sécréteurs, mais dans le liber où on observe, suivant les genres, trois manières d'être différentes. Et ceci lui permet de faire de ces genres trois groupes : 1° ceux dont le liber, primaire ou secondaire, est entièrement dénué de canaux (*Clusia*, *Arrudea*, *Toromita*, *Haretiopsis*, *Pilosperma*, *Pentadesma*, *Œdematopus*, etc.) ; 2° ceux dont le liber primaire est encore dépourvu de canaux, mais chez lesquels il s'en forme plus tard dans le liber secondaire de la tige, les faisceaux de la feuille demeurant alors privés de canaux (*Mesua*, *Haretia*, *Garcinia*, *Xanthochymus*, *Rheedia*, *Calophyllum*, *Symphonia*) ; 3° enfin ceux dont les canaux apparaissent dès le liber primaire, pour se multiplier ensuite dans le liber secondaire, les faisceaux de la feuille en renfermant alors, tout aussi bien que ceux de la tige (*Mammea*, *Ochrocarpus*).

Nous avons tenu à reproduire intégralement ce passage, car nous aurons à en faire état, lorsque nous exposerons les variations que nous avons nous-même observées dans quelques genres appartenant aux deux derniers groupes.

Ses recherches sur les canaux sécréteurs ont, en outre, amené

(1) A. Trécul. *Des vaisseaux propres dans les Clusiacées* (Ann. sc. nat. Bot., 5e série, t. V, p. 368, et t. VI, p. 52).

(2) Ph. Van Tieghem. *Premier Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. sc. nat. Bot. 5e série, t. XVI, 1872, p. 96) ; et *Second Mémoire* (Ibid. 7e série, t. I, 1885, p. 5).

M. Van Tieghem à découvrir, entre les genres de Clusiacées, des affinités réelles qui avaient été méconnues. C'est ainsi que le genre *Ochrocarpus*, placé avec doute par Bentham et Hooker parmi les Garciniées, fut rattaché par lui, avec les *Mammea* et les *Calophyllum*, à la tribu des Calophyllées, en raison de la disposition de l'appareil sécréteur de la racine, commune à ces genres.

A tout bien considérer, J. Vesque (1), dans sa Monographie des Guttifères du Prodrome, ne fait que confirmer, par l'anatomie de la feuille, ces affinités; et l'on s'explique mal qu'il ait cru devoir maintenir dans la tribu des Garciniées le genre *Ochrocarpus*, alors que dans sa diagnose anatomique de ce genre il inscrit précisément les caractères mêmes qu'il attribue ensuite à la feuille des divers genres de la tribu des Calophyllées. Il est vrai qu'il s'était mépris sur la structure de l'embryon, qu'il décrit, à tort, dans sa diagnose du genre *Ochrocarpus*, comme réalisant le type « macropode », qui caractérise, en effet, les Garciniées, et aussi les Moronobées, parmi les Clusiacées.

Vesque s'est donc adressé à la seule anatomie de la famille dans sa recherche d'une classification rationnelle des Clusiacées. Il est certain que la structure de la feuille est influencée par le milieu extérieur et qu'elle offre des modifications notables sous l'action plus ou moins intense des agents physiques, lumière, humidité. Mais ces modifications sont connues ; elles se produisent toujours dans le même sens et intéressent les mêmes tissus, comme l'ont démontré à la fois l'observation et l'expérience. Aussi est-il toujours possible de les reconnaître et de les séparer des caractères plus stables, plus indépendants du milieu, qui peuvent contribuer utilement, en effet, à la diagnose des genres ou même des espèces. Cependant nous avons observé, chez nos Clusiacées, des variations très appréciables, relatives à l'appareil sécréteur de la feuille ; elles sont en corrélation étroite avec celles qui se manisfestent dans la tige et dérivent de la même cause, qui est ici l'action du terrain. De telles variations se produisant dans les organes de sécrétion de la feuille, surtout lorsqu'elles apparaissent parmi les formes d'une même espèce, comme nous l'avons constaté, s'explique-

(1) J. Vesque. *Monographie des Guttifères*. Suites au Prodrome, t. VIII.

raient difficilement et pourraient amener des confusions ou des distinctions injustifiées, si l'on n'avait soin de faire au préalable l'étude anatomique de la tige.

Il faut en conclure que l'examen systématique de la structure de la feuille, tel que l'a pratiqué Vesque, est utile, nécessaire, mais n'est pas suffisant pour établir exactement les affinités de ces plantes, et, par suite, leur classification rationnelle.

Ajoutons que dans un travail tout récent, M. G. Brandza (1) a, par l'étude détaillée des embryons et des plantules de germination, donné une nouvelle et intéressante démonstration des affinités réelles entre les genres de Clusiacées, telles qu'elles avaient d'ailleurs été, pour la plupart, établies précédemment par l'anatomie de l'appareil végétatif.

Enfin, dans son ouvrage sur l'Anatomie systématique des Dicotylédones, M. Solereder (2) résume les travaux antérieurs concernant les Clusiacées et fournit un bon aperçu général de la structure des plantes de cette famille ; mais il n'y ajoute aucune donnée nouvelle (3).

Les Clusiacées qui ont servi à nos recherches anatomiques font l'objet d'une étude descriptive que MM. H. Jumelle et H. Perrier de la Bathie publient dans ce Recueil même. Mon travail de morphologie interne n'est que la suite, le complément du Mémoire de ces deux auteurs. Je les remercie vivement d'avoir bien voulu me confier les précieux matériaux dont ils disposaient.

Ces plantes, appartenant pour la plupart, comme nous l'avons dit, à des espèces nouvelles, ont été recueillies, dans la région nord-ouest de Madagascar, par M. Perrier de la Bathie, avec une sagacité et un soin auxquels nous tenons d'autant plus

(1) Georges Brandza. *Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères* (An. sc. nat, Bot., 9e série, t. VIII, 1908, p. 222).

(2) Hans Solereder. *Systematische Anatomie der Dycotyledonen* (trad. anglaise, Oxford, 1908. Vol. I).

(3) On ne peut que mentionner le travail de M. Stepowski (*Vergl. anatom. Untersuchung. über die oberirdisch. vegetationsorgane des Burseraceæ, Dipterocarpeæ und Guttiferæ*, etc. Inaug. Dis. Bern. 1905) où il étudie sommairement la tige et la feuille de quelques Clusiacées communes (*Calophyllum Inophyllum, Mesua ferrea*, etc.), sans augmenter d'aucun fait nouveau l'ensemble des connaissances déjà acquises sur l'anatomie de cette famille.

à rendre hommage que nous en avons tiré le plus grand profit.

Il est, sans doute, assez rare, en effet, que l'anatomiste possède, sur les plantes exotiques qu'il soumet à l'étude, des renseignements d'ordre biologique aussi nombreux et aussi précis. Et pourtant ces documents sont absolument nécessaires si l'on veut interpréter sainement les faits et particularités de structure, et, d'une manière générale, si l'on veut apprécier à leur juste valeur les caractères révélés par l'anatomie.

Ces Clusiacées de Madagascar étaient presque toutes accompagnées de notes indiquant, outre les localités d'où elles provenaient, la nature exacte des terrains sur lesquels elles avaient été récoltées. On y trouvait, de plus, des indications concernant les diverses conditions du milieu où elles poussaient : bois ou forêts, bords des torrents ou plateaux ; stations humides ou sèches ; altitude.

Toutes ces espèces n'avaient pu nécessairement s'adapter indistinctement à des conditions aussi variées de sol et de milieu extérieur. Quelques-unes étaient notées comme habitant un même terrain, mais dans des stations diverses ; deux *Symphonia* notamment étaient dans ce cas : ils se trouvaient cantonnés dans un territoire de même constitution géologique, mais à des altitudes différentes, en localités sèches. D'autres se tenaient tout au plus sur deux sortes de terrain. Mais une autre, particulièrement intéressante à cet égard, le *Tsimatimia Perrillei* Jum. et Perr., paraissait tout à fait indifférente ; elle fut rencontrée et recueillie sur des terrains très divers, terrains primitifs ou sédimentaires, et dans les stations les plus variées.

Il en est résulté tout d'abord, pour certaines de ces plantes, un polymorphisme remarquable, dont nous n'avons pas à nous occuper spécialement. Cependant il y avait lieu de rechercher si à ce polymorphisme extérieur correspondait un égal polymorphisme interne, ou, en d'autres termes, si la diversité des conditions d'habitat entraînait des modifications correspondantes dans la structure anatomique de ces végétaux.

Le fait essentiel, frappant, qui dès l'abord se dégageait de l'examen comparé de l'anatomie de ces Clusiacées, consistait dans les variations considérables qu'offrait l'appareil sécréteur, aussi

bien dans la tige que dans la feuille, les seules parties de la plante que nous ayons eues à notre disposition.

Parmi les espèces d'un même genre ou les formes d'une même espèce, on constatait tantôt un très grand développement, surtout numérique, de l'appareil de sécrétion, tantôt, au contraire, une réduction frappante, un réel appauvrissement de l'ensemble des organes sécréteurs; et nous avons même vu, chez un *Ochrocarpus*, cette réduction amener la disparition d'une disposition caractéristique du genre, puisqu'il y avait absence de canaux sécréteurs dans le liber primaire, aussi bien dans la tige que dans la feuille.

Entre ces deux états extrêmes s'observaient un certain nombre de cas intermédiaires.

Quelle était la cause de ces variations? Ces plantes, nous le savions, étaient soumises, pendant la vie, à des conditions de milieu très diverses ; elles étaient exposées à l'influence — mais à des degrés très variables — de la lumière, de l'humidité ou de la sécheresse, de la chaleur ; et surtout elles avaient subi l'action de terrains de nature et de composition très différentes.

Quelle était, parmi ces conditions, celle à laquelle était dévolu le rôle prédominant, sinon exclusif, dans la production des variations offertes par l'appareil sécréteur ? Pour résoudre ce problème, nous ne pouvions que comparer nos propres observations avec les données fournies par les divers travaux concernant l'influence du milieu sur les plantes.

Dans cet ordre d'idées, il faut citer tout d'abord le travail de M. Dufour (1), relatif à l'influence de l'intensité lumineuse, principalement sur la structure des feuilles. En ce qui touche l'appareil sécréteur, étudié dans la tige et la feuille de quelques espèces (*Pinus Pinaster*, *Boltonia glastifolia*, *Solidago canadensis*), cet auteur trouve, après expériences, que l'appareil de sécrétion présente un degré de développement « un peu différent » suivant l'intensité de l'éclairement. Pour lui, cette différence existe ; mais elle « n'est pas considérable » . Elle est légère au point de vue du nombre, mais un peu plus appréciable au point de vue du diamètre des organes sécréteurs. En somme, la con-

(1) L. Dufour. *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. sc. nat. Bot., 7e série, t. V, 1887, p. 311).

clusion est que au soleil les canaux sont un peu plus grands qu'à l'ombre, dans une même plante.

Or, les variations constatées chez nos Clusiacées portent surtout sur le *nombre des organes sécréteurs* : augmentation considérable de ce nombre chez les unes, réduction plus ou moins grande chez les autres. Il nous paraît donc que l'influence de l'intensité lumineuse doit être éliminée.

Mais l'action de l'état hygrométrique de l'air et de l'humidité du sol ne serait-elle pas plus active comme cause de variations de l'appareil sécréteur? Cette action possible a été envisagée par M. Maheu (1) dans ses recherches sur la flore cavernicole, souterraine. Il a comparé des plantes de même espèce poussant, les unes à l'orifice des souterrains (grottes, gouffres et cavernes), à la lumière et à l'humidité normale, et les autres au fond des mêmes souterrains, où l'éclairement est faible et l'humidité toujours plus grande, parfois excessive. Dans ces conditions, l'appareil de sécrétion interne « demeure à peu près fixe ; les canaux sécréteurs ne présentent aucune variation». Il faut remarquer que ces souterrains étant creusés dans des couches bien définies au point de vue minéralogique (calcaires, schistes), la nature du terrain, pour chacun d'eux, reste la même dans toute son étendue.

Nous devons donc rejeter à la fois toutes les conditions relatives à l'intensité lumineuse et à l'état d'humidité ou de sécheresse, du moins en ce qui concerne les modifications de l'appareil sécréteur de nos Clusiacées. Mais nous verrons leur influence se manifester dans d'autres caractères anatomiques.

Du reste, nous avons observé des variations de même ordre et de même sens dans l'appareil de sécrétion d'espèces qui avaient poussé dans des conditions tout à fait différentes : les unes en forêts humides, les autres, au contraire, en territoire sec et ensoleillé.

D'après certains faits, sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir, l'altitude nous a paru exercer une certaine influence sur la sécrétion résineuse. L'activité de celle-ci serait inversement proportionnelle à l'altitude. Mais, d'autre part, chez

(1) J. Maheu. *Contribution à l'étude de la flore souterraine de France.* (Thèse de la Faculté des sciences de Paris, 1906.)

toute une série de formes de la zone basse de la région considérée, provenant, par conséquent, à peu de chose près, de la même altitude, mais de terrains divers, le développement de l'appareil sécréteur offrait des degrés très variables.

Enfin, l'une des espèces étudiées, le *Tsimatimia Pervillei*, étant dioïque, nous avons examiné des rameaux et des feuilles recueillis, d'une part sur un pied à fleurs mâles, et d'autre part sur un pied femelle, mais poussant tous deux sur un terrain de même nature. Partout nous avons constaté, dans l'appareil sécréteur, un égal développement et des caractères semblables. L'influence du sexe, chez les espèces dioïques, paraît donc nulle.

Nous sommes, en définitive, amené, par tout un ensemble de faits concordants, à conclure que l'action du terrain est la cause essentielle des variations observées dans l'appareil sécréteur de nos Clusiacées. Précisant plus encore, nous dirons : les variations que nous constatons dans la disposition et le nombre des organes de sécrétion de ces plantes, et qui se manifestent entre les espèces d'un même genre ou parmi les formes d'une même espèce, dépendent de la nature et de la composition du sol.

Dès lors, nos Clusiacées doivent naturellement être réparties en deux groupes :

1° Les *formes des terrains primitifs*, et, en particulier, du gneiss, car le gneiss nous paraît avoir une action toujours très marquée sur l'appareil sécréteur ; mais les schistes cristallins ont une influence presque égale. Dans cette première série de formes, l'appareil de sécrétion acquiert constamment un développement relativement considérable. La disposition caractéristique de cet appareil dans les divers genres n'est pas modifiée ; mais dans les régions anatomiques de la tige et de la feuille, où sa présence est normale, les organes qui le constituent se multiplient beaucoup ; et, généralement, en même temps que leur nombre est augmenté, leur diamètre s'élargit.

2° Les *formes des terrains sédimentaires*, et, en particulier, des calcaires et des grès, car l'influence de ces roches est toujours très accentuée ; mais les terrains sablonneux, caillouteux, les dunes, moins bien définis minéralogiquement, ont une action plus

ou moins équivalente. Dans ce second groupe de formes, l'appareil sécréteur subit une réduction qui, comparativement à ce qui a lieu dans la série précédente, est plus ou moins grande, mais toujours aisément appréciable. Dans tous les cas on constate une diminution du nombre et, d'ordinaire aussi, du diamètre des organes sécréteurs. Cette réduction de l'appareil de sécrétion peut aller jusqu'à modifier la disposition caractéristique qu'il affecte dans le genre; c'est ainsi que, dans un *Ochrocarpus*, nous avons constaté la disparition des canaux sécréteurs du liber primaire de la tige, et, par suite, de la feuille.

Au point de vue physiologique, ces faits nous semblent trouver encore leur explication. Il est généralement admis, en effet, que les substances résineuses ou gommo-résineuses, comme dans les Clusiacées, sont des produits d'excrétion. Leur abondance dans la plante doit donc être considérée comme proportionnelle à l'activité cellulaire. Or, cette activité est d'autant plus grande que les conditions de végétation sont plus favorables. Et comme ces conditions favorables, du moins pour nos Clusiacées, paraissent être réalisées beaucoup mieux sur les terrains primitifs que sur les terrains sédimentaires, il en résulte nécessairement que les organes spéciaux où se trouvent accumulés les produits résineux ou d'excrétion sont plus développés chez les plantes croissant sur les sols du premier type que dans celles poussant sur les terrains de la seconde catégorie.

Il convient de remarquer que les caractères mêmes des organes de sécrétion des Clusiacées sont tout à fait favorables à ces observations comparatives. Ces organes, canaux sécréteurs et poches sécrétrices, sont schizogènes; on les voit d'ordinaire bien limités, leur assise de cellules bordantes étant généralement bien distincte. Dans de telles conditions, on peut, dans la plupart des cas, aisément les dénombrer, les mesurer et évaluer ainsi, en quelque sorte, l'activité de la sécrétion, ou mieux de l'excrétion, dont ils sont le siège.

Le présent travail étant surtout une étude d'anatomie comparée, nous avons pris soin de ne toujours examiner comparativement, aussi bien pour la tige que pour la feuille, que des parties morphologiquement semblables. Nos recherches, en ce qui concerne la tige, ont porté sur des rameaux de un ou

de deux ans; et, en l'absence des couches annuelles du bois qui, on le sait, font défaut chez les plantes des tropiques, où la végétation est presque continue, nous avons, autant que possible, étudié des rameaux offrant un anneau ligneux de même épaisseur. D'autre part, les coupes dans le pétiole ont été pratiquées en son milieu, et celles dans le limbe au niveau de sa partie moyenne.

Les plantes qui ont servi à notre étude, quoique sèches, provenaient de récoltes récentes. Elles avaient donc, au point de vue anatomique, à peu de chose près la valeur de végétaux conservés dans l'alcool; c'est-à-dire que l'intégrité de leurs tissus était parfaite.

Ces Clusiacées, appartiennent aux genres *Garcinia*, *Rheedia*, *Tsimatimia*, *Symphonia*, *Ochrocarpus* et *Calophyllum*. C'est dans cet ordre même que nous allons les étudier.

Genre **GARCINIA**

Dans ce genre, nous avons examiné les espèces suivantes : *Garcinia asterandra* Jum. et Perr.; *G. ochrocarpoides* Jum. et Perr.; *G. crassiflora* Jum. et Perr., et *G. verrucosa* Jum. et Perr.

Garcinia asterandra Jum. et. Perr.

Tige. — Le rameau étudié (fig. 1) a 3 millimètres environ de diamètre. L'épiderme *e*, que l'on aperçoit encore nettement en beaucoup de points de la périphérie, se compose de cellules à paroi externe convexe, à cuticule de faible épaisseur. Mais cette assise épidermique commence à être exfoliée par le périderme, qui a pris naissance dans la seconde assise corticale au-dessous d'elle. Ce périderme *l* comprend à peine deux ou trois assises subéreuses, sans phelloderme.

L'écorce primaire, parenchymateuse, dépourvue de cristaux, est large, constituée par 18 ou 20 assises de cellules ; elle est légèrement collenchymateuse dans sa région externe, dont les parois cellulosiques épaissies sont finement ponctuées. Cette zone corticale renferme des canaux sécréteurs de diamètre variable, disposés sur trois rangs : le rang externe comprend

seulement 4 ou 5 canaux très étroits, très espacés, placés à différents niveaux dans la couche de collenchyme ; les deux autres rangs *s* se trouvent dans la région profonde de l'écorce et sont formés, d'abord de 14 à 17 canaux à large diamètre, immédiatement au-dessous ou au niveau desquels, mais en alternance avec eux, on voit une dernière série de 6 à 8 canaux, deux ou trois fois plus petits que les précédents. Quelques-uns de ces organes sécréteurs profonds sont séparés du péricycle par une assise parenchymateuse qui doit être considérée comme l'endoderme. Mais celui-ci ne se distingue par aucun caractère particulier.

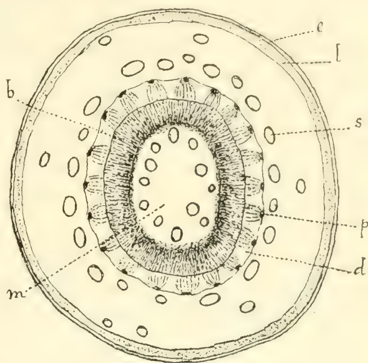


Fig. 1. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcinia asterandra*. — *e*, épiderme ; *l*, périderme ; *s*, canaux sécréteurs de l'écorce ; *p*, îlots fibreux péricycliques surmontant les bandes de tissu criblé libérien ; *d*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle parenchymateuse, avec canaux sécréteurs périphériques.

Le péricycle *p* est, au contraire, très nettement différencié ; et il offre des caractères que nous avons retrouvés constamment dans la tige des *Garcinia*. Il se compose de petites fibres à section polygonale, à parois très épaisses, parfois isolées, le plus souvent groupées en îlots de 3 à 5 éléments ; ces îlots fibreux péricycliques, espacés les uns des autres, sont séparés par des cellules parenchymateuses étirées tangentiellement et souvent cloisonnées radialement.

Cet anneau péricyclique discontinu, avec petits îlots fibreux espacés, nous parait donc caractéristique des rameaux des *Garcinia*.

Ces îlots fibreux surmontent, coiffent, en quelque sorte, assez régulièrement, dans le *G. asterandra*, les bandes de tissu criblé du liber *d*, que séparent les unes des autres de larges cellules terminant en dehors les rayons secondaires libériens.

La zone libérienne est entièrement privée, dans le rameau étudié, d'organes sécréteurs. L'anneau ligneux *b*, dont l'épaisseur est à peu près égale à celle du liber, n'offre rien de particulier, sauf des couches fibreuses enveloppant les vaisseaux, ce qui a lieu d'ailleurs très fréquemment dans toutes nos Clusiacées.

La moelle *m*, parenchymateuse dans sa partie centrale, est bordée extérieurement par une étroite bande scléreuse à parois lignifiées et ponctuées, s'étendant sur toute la face interne du bois. Le parenchyme médullaire, dépourvu de cristaux, contient à sa périphérie, un peu en dedans de la couche sclérifiée, 12 canaux sécréteurs dont le diamètre, pour quelques-uns, égale presque celui des canaux les plus grands de l'écorce.

Feuille. — Le limbe de la feuille du *G. asterandra* offre une structure intéressante (fig. 2). L'épiderme supérieur *e* est composé de cellules rectangulaires, inégales, à cuticule sensiblement plus épaisse que celle de l'épiderme inférieur *ei* dont les éléments, d'ailleurs de dimensions bien moindres, ont leurs parois externes convexes et formant une ligne ondulée au niveau de la nervure médiane; mais partout ailleurs, les bords cuticulaires, dans les deux épidermes, sont rectilignes.

Au-dessous de l'assise épidermique supérieure on observe un hypoderme *h* scléreux, comprenant deux assises au niveau et dans les parties du limbe voisines de la nervure médiane, et une seule assise dans le limbe proprement dit. Ces éléments de l'hypoderme sont constitués par de grosses cellules irrégulièrement rectangulaires ou polygonales, à faces bombées, séparées par de très petits méats triangulaires et dont les parois, quoique minces, sont lignifiées et finement ponctuées; seule la seconde assise hypodermique, au niveau de la nervure médiane, présente un certain nombre de cellules aussi larges que les autres, mais restées parenchymateuses.

Dans la nervure médiane, on voit, en outre : la méristèle principale, de forme triangulaire, avec un arc libéroligneux formé de faisceaux distincts, et protégé extérieurement par une gaine péricyclique fibreuse continue; tout le conjonctif central de cette méristèle est également scléreux. La région corticale est très réduite et parenchymateuse dans sa partie supérieure, sous-jacente à l'hypoderme; celle-ci ne renferme qu'un seul

canal sécréteur médian, placé dans l'échancrure formée par les extrémités infléchies de l'arc libéroligneux. La partie corticale inférieure, plus large, offre, dans son parenchyme, de nombreuses cellules sclérifiées, à parois épaisses, ponctuées, et, sous l'épiderme inférieur, dont elle n'est séparée que par une assise parenchymateuse, une couche fibreuse presque continue dans laquelle se trouve située une rangée de canaux sécréteurs. Quelques autres canaux, au nombre de trois ou quatre, leur sont superposés; contre eux s'appuient parfois quelques-uns des éléments sclérifiés du parenchyme environnant.

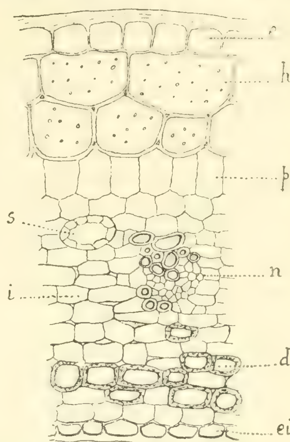


Fig. 2. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Garcinia asterandra*. — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *h*, hypoderme scléreux; *p*, assise de cellules palissadiques; *i*, tissu lacuneux à lacunes étroites; *d*, couche de cellules scléreuses de la partie inférieure du mésophylle; *n*, méristèle à gaine fibreuse incomplète; *s*, canal sécréteur de la rangée supérieure du mésophylle.

Dans les lames latérales du limbe, on voit les méristèles, constituant les nervures d'ordres différents, isolées, ou immergées, selon l'expression de J. Vesque, dans la partie moyenne du mésophylle, entourées chacune d'une gaine fibreuse plus ou moins complète (fig. 2, *n*). La structure bifaciale du mésophylle est à peine distincte; seule son assise supérieure *p*, sous-jacente à l'hypoderme scléreux, est faiblement différenciée en tissu palissadique, avec ses cellules rectangulaires, un peu plus hautes que larges, à membrane mince, légèrement plissée. Il n'y a pas de tissu lacuneux à proprement parler; celui-ci est représenté par un parenchyme à cellules rectangulaires *i*, allongées horizontalement, et ne laissant entre elles que de petits espaces aérifères. Mais un grand nombre de ces éléments du mésophylle ont épaissi et lignifié leurs parois qui sont, en outre, pourvues de larges ponctuations. Comme dans la nervure

médiane, ces éléments scléreux *d* du limbe constituent à la partie inférieure du mésophylle une couche à peu près continue de deux ou trois rangées, séparée de l'épiderme inférieur par une assise parenchymateuse dont quelques cellules se sont elles-mêmes, çà et là, sclérifiées.

En ce qui concerne les canaux sécréteurs foliaires *s*, peu nombreux dans cette espèce, ils sont disposés, dans le mésophylle, sur deux rangs placés de part et d'autre du plan horizontal moyen dans lequel se trouvent situées les nervures du limbe. Les canaux du rang supérieur, aussi bien que ceux du rang inférieur sont, soit isolés dans le mésophylle, soit parfois placés au-dessus et au-dessous des nervures; et, dans ce dernier cas, il se ramifient en même temps que ces nervures. Celles-ci, dans leurs diverses ramifications, peuvent donc être accompagnées de deux canaux sécréteurs, ou le plus souvent d'un seul, qui est généralement le canal superposé au faisceau.

Cette disposition de l'appareil sécréteur du limbe de la feuille, telle que nous venons de l'indiquer, est, à peu de chose près, la même dans les autres *Garcinia*.

L'exemplaire de *G. asterandra*, que nous avons étudié et décrit, est noté comme provenant d'une station un peu humide, sur grès liasiques, à 1 400 mètres d'altitude. Il est à remarquer que son appareil sécréteur est entièrement primaire, les organes qui le composent étant répartis dans l'écorce et la moelle de la tige ; le liber secondaire, qui en forme normalement dans le genre, n'en contient pas encore. Cet appareil de sécrétion est, en somme, notablement réduit.

Certains caractères de la tige et de la feuille même appartiennent bien à une plante de milieu humide : dans la tige, faible épaisseur de la cuticule de l'épiderme et peu de développement des tissus mécaniques ; dans la feuille, différenciation à peine marquée du mésophylle en tissu palissadique à sa face supérieure et absence de véritable parenchyme lacuneux (1). Mais, d'autre part, la présence de l'hypoderme, tissu aquifère propre aux plantes xérophiles, semble paradoxale dans une

(1) J. Vesque et Ch. Viet. *De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. XII, p. 167 ; et Ann. de l'Inst. nat. agronomique, 1881).

plante de station humide. C'est un caractère qui doit être regardé comme transmis par hérédité, ainsi d'ailleurs que les autres éléments scléreux du mésophylle inférieur, et qui exprime, à notre sens, l'aptitude que possède l'espèce à s'adapter, les cas échant, à un milieu sec et même aride.

Garcinia ochrocarpoides Jum. et Perr.

Tige. — Un rameau de deux ans, dont le diamètre est de 5 mm., est recouvert, dans la plus grande partie de sa surface, par un épiderme à cuticule plus épaisse que dans l'espèce précédente. En certains points se sont pourtant formés des arcs de périderme sous-épidermique, dont les premières assises externes de liège sont scléreuses; puis les éléments subéreux deviennent minces, en couche pressée; pas de phelloderme en dedans de l'assise génératrice péridermique.

L'écorce, large, parenchymateuse, présente dans sa région externe une couche un peu collenchymateuse ; beaucoup de ses cellules renferment des cristaux maclés d'oxalate de calcium. Dans toute cette écorce sont disséminés un grand nombre de canaux sécréteurs ; ils forment, assez irrégulièrement, huit rangs, les plus larges occupant la région moyenne de l'écorce.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle est constitué par un anneau fibreux, en partie discontinu, et comprenant quatre ou cinq rangées de fibres à section polygonale et à parois épaisses.

Dans un rameau d'un an, il est pourtant facile de s'assurer que le péricycle est constitué, comme nous l'avons vu pour l'espèce précédente, d'îlots fibreux espacés et séparés par des cellules minces étirées tangentiellement et cloisonnées dans le sens radial. Par suite de l'accroissement diamétral progressif de la stèle, ce cloisonnement devient très actif, et les cellules qui en résultent se différencient à leur tour en fibres verticales qui s'interposent entre les îlots primitifs ; et c'est ainsi que, dans un rameau plus âgé, le cercle péricyclique élargi est à peu près continu, mais toujours composé de fibres longitudinales, presque toutes semblables.

Le liber secondaire du rameau de deux ans contient une rangée de 8 canaux sécréteurs. Le bois renferme, outre des

vaisseaux en files radiales, des amas fibreux stratifiés et alternant avec des couches moins denses à cellules ligneuses.

La moelle est large, elliptique, parenchymateuse, avec quelques rares cellules oxalifères à cristaux maclés ; elle présente à sa périphérie, contre la face interne du bois, une étroite bande sclérifiée, plus large cependant aux deux extrémités de l'ellipse. Dans cette moelle sont disséminés un grand nombre de canaux sécréteurs, à diamètre variable ; on en compte plus de 30.

Feuille. — Dans le limbe de la feuille, les épidermes sont à cuticule peu épaisse, et à parois latérales cellulosiques. Sous l'épiderme supérieur se trouve un hypoderme simple, à parois épaissies, mais restées cellulosiques ; très distincte au niveau de la nervure médiane, cette assise hypodermique est peu visible dans les parties latérales du limbe. Au centre de la nervure médiane, la méristèle principale, de forme triangulaire, à large base supérieure, est entourée d'une épaisse gaine péricyclique fibreuse continue ; l'arc libéroligneux fermé est aussi continu, et le conjonctif central en partie lignifié. La région corticale de la nervure, dans sa partie supérieure aussi bien que dans sa portion inférieure, est constituée par un parenchyme, différencié en collenchyme sous l'épiderme inférieur, et où sont disséminées de nombreuses cellules scléreuses, arrondies, annulaires, isolées ou formant de petits groupes.

De plus, dans la partie inférieure de l'écorce, se trouvent des canaux sécréteurs disposés sur quatre rangs ; et dans la partie supérieure, d'abord des canaux, sur deux rangs, l'un d'eux logé dans l'échancrure médiane de la gaine péricylique, et, plus haut, sous l'hypoderme, des poches sécrétrices à contenu jaune brunâtre.

Dans le limbe, le mésophylle, dépourvu de cristaux, comprend 17 assises d'éléments. La structure bifaciale est, ici encore, peu distincte. L'unique assise palissadique supérieure est presque semblable à l'hypoderme ; ses cellules sont rectangulaires, à membrane mince légèrement plissée, et un peu plus hautes que larges. Tout le reste du mésophylle se compose de cellules allongées horizontalement ; il est nettement lacuneux dans sa partie inférieure.

Dans le mésophylle on observe : des nervures entourées

d'une gaine fibreuse plus ou moins complète, et isolées dans le plan moyen et horizontal. Outre les canaux sécréteurs peu nombreux et disposés comme précédemment, par rapport aux nervures en particulier, on voit dans tout le mésophylle de nombreuses poches sécrétrices, situées pour la plupart dans la moitié supérieure du mésophylle et faisant suite, dans le limbe, à celles déjà signalées dans la nervure médiane. Ces poches sont, les unes arrondies, les autres allongées et semblant se ramifier et s'anastomoser en réseau. Toutes sont remplies d'un contenu résineux brunâtre.

La présence de ces poches sécrétrices dans la feuille de ce *Garcinia*, et celle des grandes cellules sclérifiées annulaires de l'écorce de la nervure médiane, sont deux caractères qui, dans une certaine mesure, lui donnent des allures d'*Ochrocarpus*; d'où la justification anatomique de son nom spécifique.

Le terrain sur lequel a été recueillie cette plante est constitué par du gneiss. Or, il suffit de comparer la structure de sa tige avec celle de l'espèce précédente et celle des formes des grès et du calcaire des espèces suivantes pour s'assurer qu'elle doit prendre place parmi les formes à appareil sécréteur très développé. Sa feuille est aussi richement pourvue d'organes de sécrétion.

Garcinia crassiflora Jum. et Perr.

Cette plante nous fournira le premier exemple des variations de l'appareil sécréteur d'une même espèce suivant la nature du terrain. Nous disposions, en effet, de deux formes de *G. crassiflora* : l'une récoltée sur le gneiss ; l'autre, sur des grès liasiques.

Forme du gneiss. — Le rameau a 4 mm. de diamètre ; il est protégé extérieurement par un périderme sous-épidermique, dont l'assise génératrice a donné exclusivement, en dehors, sept assises subéreuses, dont quelques-unes épaissies en liège dur.

L'écorce étroite, parenchymateuse, avec couche collenchymateuse externe, montre de nombreux gros cristaux maclés d'oxalate de calcium, et des cellules allongées tangentiellement et cloisonnées radialement. Les canaux sécréteurs corticaux sont disposés sur trois rangs ; leur section est arrondie ou elliptique ;

les plus larges sont généralement ceux des rangs moyen ou interne.

L'endoderme ne peut être distingué. Le péricycle a très sensiblement les mêmes caractères que dans le *G. asterandra.* Les îlots fibreux, très petits, espacés les uns les autres, surmontent régulièrement les bandes de tissu criblé du liber. Entre eux se trouvent des espaces cunéiformes occupés, d'une part par des éléments cellulosiques étirés tangentiellement et cloisonnés dans le sens radial, sans lignification, et, d'autre part, par les extrémités externes des rayons libériens dont les cellules sont allongées et cloisonnées de la même façon. Le cercle péricyclique s'agrandit ainsi pour suivre l'accroissement diamétral de la stèle, mais sans se sclérifier progressivement, comme dans le *G. ochrocarpoides.*

La zone libérienne, dont la largeur est égale au tiers de celle de l'anneau ligneux, contient, dans sa partie profonde, cinq canaux sécréteurs étroits.

Dans le bois secondaire, les fibres, très abondantes, forment des couches stratifiées très nettes. La moelle large, lignifiée, est formée presqu'entièrement de cellules scléreuses arrondies, ponctuées et remplies de grains d'amidon. On y trouve 20 canaux sécréteurs, disséminés dans toute la région médullaire ; la plupart d'entre eux ont leur assise de bordure séparée de la gangue scléreuse avoisinante par une rangée d'éléments cellulosiques. Ces canaux médullaires sont fréquemment anastomosés.

Le limbe de la feuille, dans cette espèce, est très mince. Les deux épidermes sont à cuticule peu épaisse. Comme dans l'espèce précédente, l'hypoderme, cellulosique, très net sous l'épiderme supérieur, au niveau de la nervure médiane, devient de moins en moins distinct dans les parties latérales du limbe.

Dans la nervure médiane, on observe : au centre, la méristèle principale à gaine fibreuse discontinue et formée d'une ou deux rangées de fibres ; l'arc libéroligneux est fermé et le conjonctif médullaire parenchymateux. La région corticale est parenchymateuse, avec, disséminées çà et là, de grosses cellules scléreuses annulaires; elle renferme un seul canal sécréteur médian dans sa partie supérieure, et six canaux dans sa partie inférieure. Le mésophylle, composé de douze assises, est à

structure bifaciale peu distincte. L'assise palissadique, sous-jacente à l'hypoderme, est à peine différenciée, avec des éléments rectangulaires, à membrane mince et légèrement plissée. Le reste du mésophylle est formé de cellules allongées horizontalement et laissant entre elles des lacunes irrégulières; on y trouve encore quelques grosses cellules sclérifiées à contour annulaire.

Les canaux sécréteurs du mésophylle sont, comme dans les espèces précédentes, disposés sur deux rangs; ce sont surtout les canaux supérieurs, superposés aux nervures, qui accompagnent celles-ci dans leurs ramifications.

Forme des grès liasiques. — Dans cette forme, les caractères généraux de la tige sont les mêmes que dans la précédente. Les différences sont les suivantes : dans l'écorce primaire, parenchymateuse, à grosses macles d'oxalate de calcium, les canaux sécréteurs sont disposés sur deux rangs : l'un, externe, formé de canaux très étroits plongés dans la couche collenchymateuse, au nombre d'une dizaine; l'autre comprenant de larges canaux arrondis ou elliptiques dont le diamètre égale environ trois fois celui des précédents : ils sont en nombre double, soit de 18 à 20.

Le liber est complètement dépourvu d'organes sécréteurs.

La moelle, de largeur deux fois moindre que dans la forme précédente, est parenchymateuse et contient, outre de gros cristaux maclés en oursins, un cercle périphérique de cinq canaux sécréteurs.

La feuille offre, à peu de chose près, les mêmes caractères que dans l'autre forme, sauf les différences suivantes : la méristèle principale de la nervure médiane est ici protégée par une épaisse gaine fibreuse discontinue, et l'arc libéroligneux est formé de faisceaux distincts et non soudés latéralement. D'autre part l'assise palissadique, quoique toujours composée de grosses cellules rectangulaires, est un peu plus distincte. L'héliophilie, en un mot, est plus accentuée dans cette forme.

En résumé, les variations de l'appareil sécréteur de la tige, dans les deux formes, sont déjà très apparentes : la forme du gneiss présente, dans son écorce primaire, un plus grand nombre de canaux sécréteurs, dont le diamètre moyen est aussi plus grand; et dans sa moelle plus large, quoique sclérifiée, un nombre

quatre fois plus élevé de canaux sécréteurs que la forme des grès. En outre, les canaux libériens secondaires apparaissent d'une manière plus précoce dans la première forme que dans la seconde.

Garcinia verrucosa Jum. et Perr.

Avec cette espèce, qui d'ailleurs offre des caractères très particuliers, nous allons voir les variations précédentes s'affirmer encore davantage. Nous avons pu, en effet, comparer deux formes de *G. verrucosa* : l'une récoltée sur le gneiss dans l'Ankaizina, et l'autre sur un terrain constitué par du calcaire jurassique.

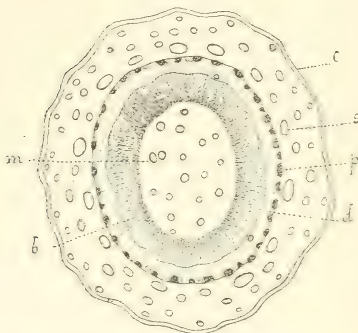


Fig. 3. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcinia verrucosa* (forme du gneiss). — *e*, épiderme : *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle composé de groupes fibreux espacés ; *d*, liber avec deux canaux sécréteurs : *b*, bois : *m*, moelle parenchymateuse, avec canaux sécréteurs disséminés dans toute sa masse.

Forme du gneiss. — Le rameau de 3 millimètres (fig. 3 et 4) est protégé par un épiderme à cuticule extrêmement épaisse, et à parois latérales effilées en pointe de dehors en dedans (fig. 4, *e*). Cet épaississement très remarquable de la cuticule rapproche cette espèce des *Garcinia* du groupe des *Xanthochymus* (1). Ce caractère de l'épiderme a une double conséquence : disparition de la couche collenchymateuse de l'écorce, et apparition très tardive du périderme.

L'écorce primaire est donc entièrement parenchymateuse, avec de nombreux cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de calcium. Elle contient, en outre, de nombreux canaux sécréteurs *s* disposés sur trois ou quatre rangs, ceux à plus large diamètre appartenant toujours ici à la région moyenne ou interne de la zone corticale.

(1) Voy. Vesque, *Monographie des Guttifères*, p. 283 et suivantes.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle est caractérisé, comme dans toutes les espèces de *Garcinia* rencontrées jusqu'ici, par des îlots fibreux *p* espacés et séparés par des cellules minces étirées tangentiellement et cloisonnées radialement ; pourtant, on voit çà et là les cellules intermédiaires *a* se sclérifier et prendre des parois épaisses et ponctuées, formant ainsi des groupes d'éléments scléreux allongés tangentiellement et reliant entre eux les îlots de fibres verticales. Notons que c'est là un fait qui, exceptionnel dans la tige de ce *Garcinia*, va, nous le verrons, devenir caractéristique de celle des *Rheedia* et des *Tsimatimia*.

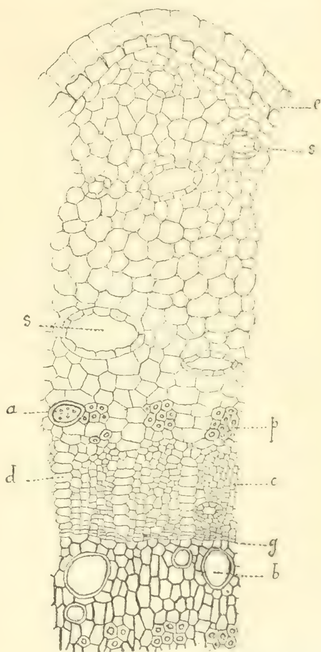


Fig. 4. — Coupe transversale d'un rameau de *Garcina verrucosa* (forme du gneiss). — *e*, épiderme ; *ss*, canaux sécréteurs de l'écorce primaire ; *p*, ilots fibreux péricycliques ; *a*, cellules scléreuses unissant çà et là les ilots précédents ; *c*, bande de tissu criblé du liber, renfermant un canal sécréteur ; *d*, rayon libérien secondaire ; *g*, assise génératrice libéroligneuse ; *b*, vaisseau du bois.

Le liber *d*, dont la largeur est la moitié de celle de l'anneau ligneux, est traversé par des rayons secondaires à grandes cellules minces. Il contient encore peu de canaux sécréteurs secondaires ; on en compte deux ou trois situés toujours dans les intervalles à tissu criblé *c* compris entre les rayons précédents.

Le bois *b* est en grande partie fibreux, comme dans les autres espèces. La moelle (fig. 3, *m*) est large, elliptique, parenchymateuse, avec cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de calcium dans toute sa région centrale, et un peu scléreuse sur ses bords. Elle renferme de 15 à 20 canaux sécréteurs disséminés dans toute son étendue.

La structure de la feuille diffère de celle décrite dans les espèces précédentes. Le pétiole montre dans son centre un arc libéroligneux ouvert en haut et dont les extrémités forment une double courbe. Dans le parenchyme médullaire central de la méristèle, on voit sept canaux sécréteurs, qui sont les prolongements de ceux de la moelle du rameau. Les canaux de l'écorce de ce rameau passent également dans le parenchyme cortical du pétiole, où ils sont disposés sur quatre rangs.

Le limbe est limité par deux épidermes à cuticule épaisse, comme le pétiole lui-même. L'épiderme supérieur, plus développé que l'autre, a les mêmes caractères que celui de la tige, mais à un degré moindre en ce qui concerne l'épaississement cuticulaire. L'hypoderme a disparu. Mais il existe même au niveau de la nervure médiane (fig. 5) une assise palissadique *p*. Le centre de la nervure médiane est occupé par la méristèle principale protégée par un cercle fibreux péricyclique, où se reconnaissent encore les îlots fibreux dissociés analogues à ceux de la tige. L'arc libéroligneux fermé *a* est deux fois recourbé à ses deux extrémités, de telle sorte que les faisceaux qui forment les deux branches de la courbe extrême ont une orientation inverse. Dans le parenchyme central de la méristèle on constate la présence de cinq canaux sécréteurs *sm* qui, de la moelle de la tige, et à travers le pétiole, se prolongent dans le limbe ; trois de ces canaux, les plus larges, se trouvent dans la concavité de la courbe inférieure de l'arc libéroligneux, deux superposés dans le plan médian, l'autre un peu latéralement à gauche ; les deux derniers sont situés au-dessus, en face des pôles ligneux des faisceaux extrêmes et inverses de l'arc libéroligneux.

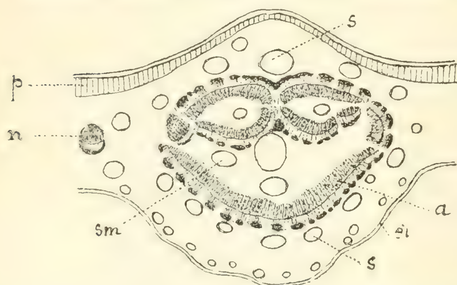


Fig. 5. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Garcina verrucosa* (forme du gneiss). — *p*, tissu palissadique ; *ss*, canaux sécréteurs de la région corticale ; *a*, arc libéroligneux de la méristèle principale limitée extérieurement par des îlots fibreux péricycliques espacés ; *sm*, canaux sécréteurs du conjonctif central de la méristèle ; *n*, nervure secondaire.

Toute la zone corticale de la nervure est parenchymateuse. Les canaux sécréteurs *s* y sont nombreux : dans la partie supérieure, cinq canaux larges dont l'un médian ; dans la partie inférieure, deux rangs de canaux, superposés, de 10 à 12 chacun, les plus grands au voisinage du péricycle fibreux de la méristèle.

Le limbe a, à peu de chose près, la structure de celui des *Rheedia*. Le mésophylle est nettement bifacial. L'assise en palissade supérieure, qui continue celle de la nervure médiane (fig. 5, *p*), se compose de cellules trois fois plus hautes que larges, fréquemment divisées par des cloisons transversales. Elle est doublée, en dedans, d'une rangée de cellules rectangulaires, seulement un peu plus hautes que larges. Le tissu lacuneux occupe les deux tiers de l'épaisseur du mésophylle ; il se compose de cellules rameuses, toutes allongées horizontalement laissant entre elles des lacunes étroites.

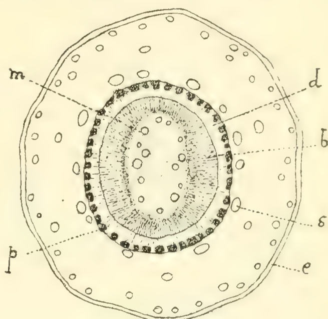


Fig. 6. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Garcinia verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *e*, épiderme ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle formé de groupes fibreux rapprochés ; *d*, liber dépourvu de tout organe sécréteur ; *b*, bois ; *m*, moelle sclérifiée, avec canaux sécréteurs périphériques.

Les nervures de divers ordres *n* qui parcourent le mésophylle, entourées de leur gaine fibreuse plus ou moins complète, sont toujours isolées, immergées, et situées dans le plan médian horizontal. De part et d'autre de ce plan, sont les deux rangées caractéristiques de larges canaux sécréteurs : les uns libres dans le mésophylle, et parfois situés dans le tissu en palissade, immédiatement sous l'épiderme supérieur ; les autres, superposés ou sous-jacents aux nervures, et, dans ce cas, ce sont surtout les premiers qui se ramifient avec les nervures.

Tout le mésophylle est abondamment pourvu de cristaux en oursins.

Forme du calcaire jurassique. — Le rameau (fig. 6) a les mêmes caractères généraux que dans la forme précédente. Les différences à signaler sont les suivantes. Les canaux sécréteurs

de l'écorce primaire un peu plus large, sont encore disposés sur trois ou quatre rangs ; mais, relativement nombreux dans la région externe et interne, ils sont beaucoup plus clairsemés dans la partie corticale moyenne. Le péricycle est nettement plus scléreux : il est formé d'îlots de fibres plus nombreuses et plus épaisses; ces groupes fibreux *p* sont d'ailleurs très rapprochés les uns des autres, séparés seulement par une ou deux assises parenchymateuses, ou parfois reliés par de grandes cellules tangentielles sclérifiées.

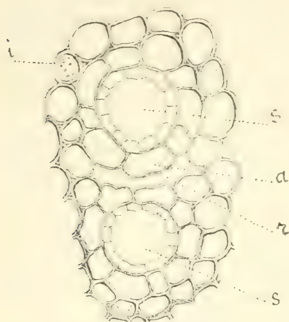


Fig. 7. — Canaux sécréteurs médullaires de la tige de *Garcinia verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *i*, cellules lignifiées de la moelle; *a*, assise cellulosique entourant partiellement les canaux sécréteurs *ss* ; *r*, lacune entre les deux canaux.

Le liber *d* ne renferme aucun organe sécréteur.

La moelle est étroite, elliptique, sclérifiée, à cellules arrondies et ponctuées.

Elle renferme seulement 13 canaux sécréteurs, périphériques, dont la plupart ont leur assise de bordure séparée du sclérenchyme avoisinant par une rangée d'éléments cellulosiques (fig. 7).

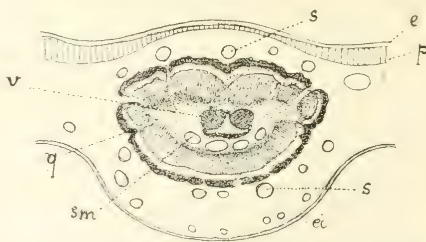


Fig. 8. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Garcinia verrucosa* (forme du calcaire jurassique). — *e*, épiderme supérieur. *ei*, épiderme inférieur ; *p*, tissu palissadique ; *ss*, canaux sécréteurs de la région corticale ; *q*, arc libéroligneux limité en dehors par des fibres péricycliques en couche presque continue ; *v*, les deux faisceaux soudés terminaux de l'arc libéroligneux; *sm*, canaux sécréteurs du conjonctif central de la méristèle.

Dans le pétiole de la feuille, la méristèle ne présente plus en son centre que quatre canaux sécréteurs.

Dans le limbe, la nervure médiane (fig. 8) renferme une méristèle protégée par une gaine fibreuse péricyclique épaisse *q*, presque continue ;

en son centre, où le conjonctif médullaire est sclérifié, on ne voit plus que quatre canaux sécréteurs *sm*, situés dans la concavité de la courbe inférieure de l'arc libéroligneux. Le nombre des canaux sécréteurs corticaux *s* est réduit, aussi bien dans la nervure médiane que dans tout le reste du limbe. La structure du mésophylle, toujours nettement bifacial, comprend ici une double assise palissadique *p* bien différenciée.

Cette forme est donc plus héliophile que l'autre, c'est-à-dire qu'elle provient d'une station à éclairement plus intense.

En résumé, la comparaison entre les deux formes, facilitée par l'examen des figures ci-jointes, nous montre que l'appareil sécréteur est notablement plus développé dans la forme du gneiss que dans celle du calcaire. Dans la tige, on trouve des organes de sécrétion plus nombreux et de diamètre moyen plus grand dans l'écorce et dans la moelle, et l'on note la formation plus précoce de ces organes dans le liber secondaire de la première forme, comparativement à ce qu'on observe pour la seconde. Dans la feuille, les modifications et les différences sont des plus nettes : elles sont en parfaite corrélation avec celles de la tige.

D'autre part, ce *G. verrucosa*, par certains caractères du péricycle de la tige et surtout par ceux que l'on constate dans le limbe de la feuille, offre des affinités avec les *Rheedia*.

Genre **RHEEDIA**.

Nous ne possédons de ce genre que deux espèces habitant : l'une le calcaire, *Rheedia calcicola* Jum. et Perr. ; l'autre, un bois sablonneux, *Rh. arenicola* Jum et Perr. Chez ces deux plantes, l'action des terrains sédimentaires, sur lesquels elles se tiennent, s'est manifestée par une réduction plus ou moins grande de l'appareil sécréteur et que nous aurons à définir.

Donnons tout d'abord les caractères anatomiques généraux de la tige chez ces plantes.

L'épiderme de la tige est formé par des cellules à cuticule très épaisse (fig. 10, *e*), et dont les parois latérales ou radiales sont renflées dans leurs deux tiers externes, les renflements s'atténuant en coin vers le tiers interne qui reste généralement cellulosique. Ces renflements latéraux des parois des cellules

épidermiques nous paraissent caractériser les espèces du groupe des *Rheedia*. De plus, dans le *Rh. calcicola* (fig. 10), les cellules de l'épiderme *e* ont leur paroi externe soulevée en papilles coniques, dont l'axe est occupé par un prolongement canaliculé de la cavité cellulaire. Dans cette même espèce, l'épiderme était rompu en quelques points où s'était formé du liège de cicatrisation *l*; mais le périderme normal ne s'observait pas encore.

Dans le *Rh. arenicola*, le périderme, plus précoce, s'étendait d'une manière continue à la périphérie de l'écorce, et l'épiderme était en grande partie exfolié. L'assise péridermique prend naissance tantôt sous l'épiderme, tantôt dans la seconde ou troisième assise corticale sous-jacente; mais, en somme, il est toujours superficiel. Le périderme des *Rheedia* offre les mêmes caractères que celui des *Tsimatimia*, que nous étudierons plus loin.

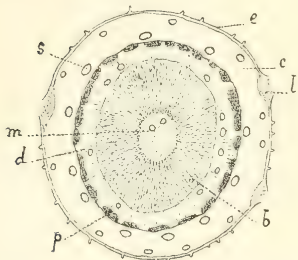


Fig. 9. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Rheedia calcicola*. — *e*, épiderme, avec ses papilles ; *l*, tissu de cicatrisation ; *c*, écorce ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle ; *d*, liber contenant des canaux sécréteurs secondaires ; *b*, bois ; *m*, moelle sclérifiée, avec deux canaux sécréteurs.

L'écorce (fig. 9 et 10, *c*) est très étroite, parenchymateuse, parsemée de groupes de cellules scléreuses à parois épaisses.

Le péricycle *p* est constitué par un anneau fibreux presque continu, dans lequel on distingue (fig. 10), parfois en alternance assez régulière : d'une part des paquets de cinq ou six rangées de fibres épaisses *p* à direction verticale, et à section nettement polygonale sur les coupes transversales ; et, d'autre part, des groupes *a* de grosses cellules scléreuses, à parois ponctuées, étirées tangentiellement, qui unissent entre eux les faisceaux fibreux. Nous dirons, à propos des *Tsimatimia*, la raison de cette disposition du cercle scléreux péricyclique.

Dans l'anneau libéroligneux, on constate toujours l'abondance des fibres dans le bois secondaire. La moelle est, dans les deux espèces, plus ou moins étroite et entièrement sclérifiée.

Les cristaux prismatiques simples ou maclés d'oxalate de

calcium, qui abondent dans tout le parenchyme cortical et médullaire du *Rh. calcicola*, font défaut dans le *Rh. arenicola*.

Variations de l'appareil sécréteur de la tige. — Elles consistent, comme nous l'avons dit, dans la réduction, mais à des degrés différents, de tout l'appareil de sécrétion.

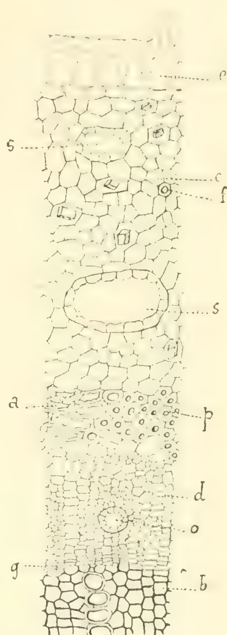


Fig. 10. — Coupe transversale du rameau de *Rheedia calcicola*. — *e*, épiderme avec une cellule prolongée en papille; *c*, parenchyme cortical, avec cellules oxalifères et fibres *f*; *ss*, canaux sécréteurs de l'écorce; *p*, groupes de fibres péricycliques verticales; *a*, cellules scléreuses tangentielles; *d*, liber, avec un canal sécréteur *o*; *g*, assise génératrice; *b*, bois.

Dans l'écorce primaire, chez les deux plantes, les canaux sécréteurs sont disposés très nettement sur deux rangs (fig. 9 et 10, *s*) : l'un, externe, composé de canaux étroits; l'autre interne, situé dans le voisinage du péricycle scléreux, et formé de larges canaux dont le diamètre égale de deux à quatre fois celui des organes précédents. Mais, dans le *Rh. arenicola*, tous ces canaux corticaux sont moins larges et leur nombre est environ deux fois moins élevé que dans l'autre espèce.

Dans la moelle, on voit deux canaux, dans le *Rheedia calcicola*; tandis qu'il n'y a aucun organe sécréteur médullaire dans le *Rh. arenicola*.

Le liber secondaire renferme des canaux sécréteurs généralement assez étroits. Dans le *Rh. calcicola*, où le liber a environ le quart de l'épaisseur de l'anneau ligneux, on compte de dix à vingt canaux occupant la partie moyenne de la couche libérienne secondaire, où ils sont espacés très irrégulièrement.

Dans le *Rh. arenicola*, le liber a environ la moitié de la largeur de l'anneau ligneux. On y observe cinq ou six canaux situés tout à fait à la périphérie du liber secondaire; il ne s'en est plus formé plus profondément.

On voit donc que, dans cette réduction relative de l'appareil

sécréteur de la tige chez deux espèces très voisines, l'action du terrain sablonneux (peut-être grèseux) a été plus marquée que celle du calcaire.

Feuille. — Les différences constatées dans la tige se retrouvent dans la feuille. La nervure médiane, chez les deux plantes, offre en son centre une méristèle principale protégée par une gaine fibreuse péricyclique épaisse, avec un arc libéroligneux presque continu et fermé. La région corticale est parenchymateuse, mais différenciée en tissu palissadique sous l'épiderme supérieur.

En ce qui concerne les organes sécréteurs, les différences sont des plus nettes. Dans le *Rh. calcicola*, on observe : au centre de la méristèle principale de la nervure médiane, deux canaux sécréteurs, qui sont les prolongements de ceux de la moelle de la tige ; et, dans la région corticale, de 25 à 30 canaux sécréteurs, dont trois à sa partie supérieure, les autres étant distribués sur trois rangs à la partie inférieure.

Dans le *Rh. arenicola*, la méristèle principale de la nervure médiane est privée de tout organe sécréteur ; et l'on voit, dans le parenchyme cortical, six canaux dont deux, l'un médian et le second latéral, à la partie supérieure, les quatre autres étant placés en un rang unique à la partie inférieure.

Le mésophylle est bifacial dans les deux espèces. L'assise palissadique supérieure, cloisonnée transversalement, est formée de cellules plus hautes dans le *Rh. arenicola* ; la seconde palissade est aussi mieux différenciée. Cette plante a été sans doute soumise à un éclairement plus intense.

Les cristaux en oursins, qui abondent dans le mésophylle du *Rh. calcicola*, manquent dans celui du *Rh. arenicola*.

Partout les canaux sécréteurs du limbe sont situés sur deux rangs dans le mésophylle supérieur et inférieur, de part et d'autre du plan médian horizontal qui contient les nervures. Et ce sont surtout les canaux superposés à celles-ci qui leur envoient des ramifications ; les canaux du mésophylle inférieur ont un parcours d'ordinaire indépendant des nervures. Ces canaux du limbe sont moins nombreux dans le *Rh. arenicola* que dans le *Rh. calcicola*.

Les variations de l'appareil sécréteur de la feuille, pour ces deux espèces, sont donc en corrélation avec celles de la tige.

GENRE TSIMATIMIA

Ce genre a été créé par MM. Jumelle et Perrier de la Bathie pour deux espèces très voisines des *Rheedia* : le *Tsimatimia Pervillei* Jum. et Perr., et le *Tsimatimia pedicellata* Jum et Perr.

Le *Tsimatimia Pervillei* n'est autre que le *Rheedia Pervillei* de Planchon et Triana, dont J. Vesque a fait, avec doute, le *Garcinia Pervillei*. Cependant, à s'en rapporter à la description anatomique de la feuille donnée par cet auteur (1), on pouvait hésiter à considérer cette plante comme un *Rheedia*, et même comme un *Garcinia*. Au sujet des canaux sécréteurs du limbe, Vesque dit, en effet : « Glandulæ canaliformes in parenchymatis spongiosi regione superà, sæpe fasciculos superantes. » Ce qui signifie bien, semble-t-il, qu'il n'y a de canaux sécréteurs que dans la région supérieure du tissu lacuneux, lesquels sont, en effet, souvent superposés aux nervures. Or, nous savons que dans les *Rheedia*, comme d'ailleurs dans les *Garcinia*, il y a dans le mésophylle une double rangée de canaux sécréteurs, l'une supérieure et l'autre inférieure.

Au reste, l'examen d'un fragment de feuille provenant de l'exemplaire même nommé par Planchon et Triana, et communiqué par l'herbier du Museum d'Histoire naturelle de Paris, nous a permis de lever tous les doutes. Des préparations convenablement colorées nous montrent bien deux rangs de canaux sécréteurs à cellules de bordure très nettes, qui occupent la région supérieure et la partie inférieure du mésophylle. On voit aussi quelques larges canaux dans la région moyenne, au niveau même des nervures. Ils paraissent provenir de la fusion des précédents dans le plan médian qui contient les nervures.

Les caractères de la nervure médiane et de tout le limbe de la feuille sont bien ceux d'une plante du groupe des *Rheedia* et non des *Garcinia* ; la méristèle renferme plusieurs canaux sécréteurs, et, d'une manière générale, cette Clusiacée de Pervillé peut être classée parmi celles dont l'appareil sécréteur est très développé.

« Crystalla in specimine non visa », ajoute Vesque. On

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 485.

n'observe, en effet, pas de cristaux, tandis qu'on en trouve, en quantité à la vérité très variable, dans les diverses formes de *Tsimatimia Pervillei.* Mais ce n'est évidemment pas là un caractère distinctif suffisant.

Avant d'étudier les variations si remarquables de l'appareil sécréteur chez ces deux *Tsimatimia*, nous résumerons tout d'abord leurs principaux caractères anatomiques, qui permettent d'établir leurs affinités avec les *Rheedia.*

Caractères anatomiques généraux des *TSIMATIMIA.*

Tige. — L'épiderme est toujours pourvu d'une cuticule très épaisse ; ses parois latérales ou radiales portent ces mêmes rentlements cunéiformes que nous avons décrits chez les *Rheedia.* Certaines formes du calcaire du *Ts. Pervillei* ont leurs cellules épidermiques prolongées extérieurement en papilles coniques (fig. 11, *e*), semblables à celles du *Rheedia calcicola.*

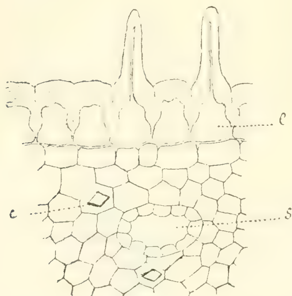


Fig. 11. — Épiderme et écorce externe de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (forme du calcaire crétacé). — *e*, assise épidermique, avec deux papilles ; *c*, cellules de l'écorce contenant un cristal prismatique d'oxalate de calcium ; *s*, canal sécréteur externe de l'écorce.

En raison de l'épaississement de la cuticule, l'écorce externe n'est d'ordinaire pas collenchymateuse et le périderme ne se forme que tardivement, dans la seconde année.

Ce périderme des *Tsimatimia* paraît offrir les mêmes caractères que celui des *Rheedia*, qui d'ailleurs, ne semble pas avoir été décrit.

M. Douliot (1) a étudié les formations péridermiques d'un certain nombre de Clusiacées, mais il n'a pas envisagé celles des *Rheedia.* Nos observations contribueront peut-être utilement à compléter les intéressantes recherches de cet auteur sur ce point très particulier de l'histoire anatomique de cette famille.

(1) H. Douliot, *Recherches sur le Périderme.* An. sc. nat. Bot., 1889, p. 325.

Dans le cas le plus simple, le périderme, que l'on observe surtout dans les formes des terrains sédimentaires du *Ts. Pervillei*, prend directement naissance sous l'épiderme (fig. 12). L'assise corticale sous-épidermique se cloisonne tangentiellement et rejette en dehors huit ou dix rangées subéreuses successives *l* dont la plus externe, ou parfois les deux externes, se modifient ; elles épaississent et lignifient leurs parois en U à concavité interne (liège dur), les autres rangées ayant leurs éléments rectangulaires caractéristiques, mais très aplatis, et leurs parois subéreuses un peu sinueuses (liège mou). D'autre part les deux ou trois assises de phelloderme qui se sont détachées, en dedans, de l'assise génératrice péridermique épaississent et lignifient leurs parois en U à concavité externe *r*. Quand le phelloderme s'est ainsi sclérifié, l'assise génératrice péridermique cesse de se cloisonner; son activité s'arrête. Une première couche de périderme *l* est ainsi constituée. Mais une seconde prend naissance en dedans de la première par des cloisonnements de l'assise corticale sous-jacente au phelloderme scléreux (fig. 12, *c*), lesquels donnent naissance à une seconde assise génératrice fonctionnant comme la première. Ainsi se succèdent dans le sens centripète et se superposent des péridermes successifs, tous d'origine corticale et secondaire.

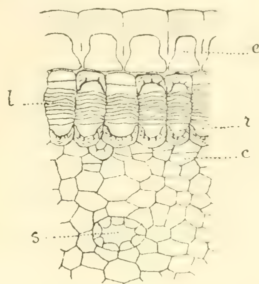


Fig. 12. — Périderme de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (formes des calcaires). — Premier cas de structure : *e*, épiderme; *l*, couche de liège ; *r*, phelloderme scléreux; *c*, assise corticale sous-jacente se cloisonnant pour donner une nouvelle couche péridermique; *s*, canal sécréteur de l'écorce externe.

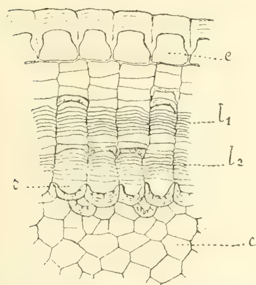


Fig. 13. — Périderme de la tige de *Tsimatimia Pervillei* (formes des calcaires). — Second cas de structure : *e*, épiderme; l_1 et l_2, couches couches subéreuses successives: *r*, phelloderme scléreux; *c*, écorce primaire.

Un cas un peu différent du précédent se produit parfois (fig. 13).

L'assise corticale sous-épidermique, avant de constituer l'assise péridermique, commence par allonger ses cellules dans le sens radial ; celles-ci prennent ensuite deux ou trois cloisons transversales ou obliques. Puis les derniers éléments internes provenant de cette première série de cloisonnements se divisent par des cloisons tangentielles pour constituer l'assise péridermique, qui fonctionne d'ailleurs ultérieurement comme dans le cas précédent.

On voit que, dans ce second mode, le premier périderme l_1 est tertiaire. Les grandes cellules secondaires qui le séparent de l'épiderme se sclérifient en U ouverts vers l'intérieur.

Enfin, un troisième cas se présente. Le premier périderme sous-épidermique (fig. 13, l_1) ne sclérifie pas son phelloderme. Des cloisonnements apparaissent bientôt dans l'assise profonde de ce phelloderme pour former une seconde assise génératrice, tandis que la première cesse toute activité. Il se constitue ainsi un second périderme (fig. 13, l_2) qui se distingue du précédent par ses éléments externes lignifiés en U à concavité interne. Cette seconde couche péridermique peut donner naissance à une troisième dans les mêmes conditions, c'est-à-dire par les cloisonnements de l'une de ses assises phellodermiques ; ou bien elle sclérifie en U ses éléments phellodermiques r, et, dès lors, tout nouveau périderme ne peut se former que dans l'écorce primaire sous-jacente.

Dans tous les cas, le périderme total de cette espèce se compose de couches superposées distinctes, qui se succèdent en direction centripète.

Dans les *Rheedia* proprement dits, nous n'avons observé que le premier mode.

Dans quelques tiges, le périderme n'existe que sur une partie de la périphérie (fig. 22, 26, 31). Nous savons, depuis les recherches de M. Douliot, que ce fait est dû à l'éclairement plus intense d'une portion de la surface du rameau, où les formations péridermiques sont toujours plus précoces.

L'écorce est partout parenchymateuse, mais parsemée de grosses cellules scléreuses, polygonales ou arrondies, avec des parois extrêmement épaisses, traversées par des ponctuations canaliculées. Elle renferme généralement, en plus ou moins

grande quantité, des cristaux prismatiques simples (fig. 11, c) ou maclés d'oxalate de calcium, plus rarement de l'amidon.

Le péricycle, dans un rameau de *Tsimatimia* de deux ans, offre à peu de chose près les mêmes caractères que dans les *Rheedia* (fig. 10, *p* et *a*). Il est constitué par un anneau scléreux épais, continu, dans lequel (fig. 14) on distingue d'abord des faisceaux de fibres à direction verticale et, par conséquent, à section transversale polygonale *p*, à parois épaisses et à lumière punctiforme. Ces faisceaux fibreux compacts sont parfois accompagnés de grosses fibres plus larges, à contour arrondi. Ils sont, de loin en loin, séparés par des paquets de grandes cellules à parois fortement sclérifiées *b*, et allongées tangentiellement. Quoi qu'il en soit, dans beaucoup de rameaux de deux ans, cet ensemble de faisceaux de fibres verticales et de paquets de cellules lignifiées à direction tangentielle forme un cercle péricyclique scléreux continu.



Fig. 14. — Structure du péricycle scléreux de la tige de *Tsimatimia Perrillei* : *c*, écorce primaire; *p*, faisceau de fibres verticales ; *b*, groupe de cellules lignifiées allongées tangentiellement ; au-dessous de la couche péricyclique, le liber.

L'origine de cette disposition s'explique par l'étude comparée des rameaux de différents âges. Dans un rameau de l'année, peu après le début des formations libéroligneuses secondaires, le péricycle est entièrement composé de fibres verticales, à section polygonale. Puis, plus tard, dans un rameau d'un an, par exemple, par suite de l'accroissement diamétral progressif de la stèle, le cercle fibreux péricyclique est rompu en plusieurs points. En ces points, on voit les cellules des parenchymes avoisinants, cortical ou libérien, s'interposer, s'étirer tangentiellement, se cloisonner dans le sens radial, puis se sclérifier. Ainsi se trouve rétabli, pour un certain temps tout au moins, la continuité de l'anneau péricyclique. Plus tard encore, de nouvelles ruptures se produisent pour la même cause, et les mêmes phénomènes se constatent. Durant les premières années donc, le péricyclique fibreux tend toujours, par ce même processus, à rétablir sa continuité, continuellement rompue par

l'accroissement diamétral de la stèle. D'où la structure anatomique observée dans ce péricycle.

D'autre part, toujours pour suivre ce même mouvement d'accroissement, on voit de nombreuses cellules de l'écorce s'allonger tangentiellement et se cloisonner dans le sens radial; tandis que, dans le liber, les rayons secondaires s'élargissent de plus en plus dans leur partie externe, par divisions radiales répétées de leurs éléments.

Le bois secondaire est toujours plus ou moins riche en fibres épaisses, parfois disposées en couches stratifiées assez régulières.

La moelle est constamment de forme elliptique, ce qui dépend de la disposition opposée des feuilles chez les Clusiacées. Ses dimensions varient dans des limites très grandes, suivant les espèces ou les formes considérées. Très large ou de diamètre plus ou moins réduit, cette zone médullaire est parenchymateuse, avec seulement une mince bande sclérifiée sur ses bords, ce sclérenchyme périmédullaire étant d'ordinaire plus abondant aux deux extrémités de l'ellipse; ou bien elle est entièrement scléreuse, composée d'éléments lignifiés, à membrane arrondie, ponctuée, séparés par des méats triangulaires.

La moelle, comme l'écorce, renferme le plus souvent des cristaux prismatiques, simples ou maclés d'oxalate de calcium, et plus rarement de l'amidon.

Feuille. — La structure du pétiole est simple. On trouve, à la périphérie, un épiderme à cuticule très épaisse, comme celui de la tige; au centre, la méristèle, protégée extérieurement par un péricycle fibreux souvent incomplètement sclérifié, possède un arc libéroligneux ouvert en haut, ses extrémités étant plus ou moins recourbées vers le plan de symétrie. La région corticale est parenchymateuse dans toute son étendue, de même que le conjonctif qui occupe le centre de la méristèle. Tout ce parenchyme contient en général d'assez nombreux cristaux simples ou maclés d'oxalate de calcium.

Le limbe offre à considérer, comme toujours, la nervure médiane et les lames latérales. Dans la nervure médiane, où les deux épidermes ont leur cuticule sensiblement de même épaisseur, on voit: au centre, la méristèle principale (fig. 19, 21),

de forme triangulaire, dont l'arc libéroligneux est complètement fermé ; elle est protégée, dans tous les cas, par une gaine fibreuse péricyclique *q* très épaisse. Une disposition un peu particulière est celle réalisée dans les formes du gneiss et des schistes cristallins, où l'arc libéroligneux est deux fois recourbé à ses extrémités (fig. 21) ; la courbe de chaque côté se divisant ensuite à son sommet et les branches se soudant ensuite deux à deux dans le plan médian de symétrie, on a, formant la base supérieure de la méristèle deux couches libéroligneuses superposées qui se regardent par leur bois *b*. Le conjonctif médullaire est plus ou moins abondant suivant les dimensions de la méristèle elle-même ; il est parenchymateux ou sclérifié. La région corticale est constamment parenchymateuse et différenciée, à sa partie supérieure, en une assise palissadique à cellules rectangulaires deux ou trois fois plus hautes que larges, et divisées fréquemment par des cloisons transversales. Tout ce parenchyme de la nervure médiane renferme d'ordinaire des cristaux prismatiques simples ou maclés, semblables à ceux du pétiole et de la tige.

Le mésophylle est nettement bifacial, dans la plupart des cas. Parfois cependant, dans les formes héliophiles, il est subcentrique, avec une assise palissadiforme à la face profonde de l'épiderme inférieur. Le tissu palissadique supérieur comprend une ou deux assises. La première palissade est formée de cellules trois ou quatre fois plus hautes que larges, fréquemment divisées par des cloisons transversales ; la seconde rangée palissadique est constituée par des éléments rectangulaires à peine plus hautes que larges. Le parenchyme lacuneux, à cellules rameuses, avec de larges lacunes, occupe les quatre cinquièmes environ de l'épaisseur du mésophylle ; les nervures qui parcourent le limbe sont situées dans sa région supérieure.

Dans tout le mésophylle sont répandus des cristaux en oursins d'oxalate de calcium.

Nous pouvons maintenant aborder la question des variations que présentent la localisation et le nombre des organes sécréteurs dans la tige et la feuille des *Tsimatimia*, dont nous connaissons désormais les principaux caractères anatomiques. Nous examinerons successivement, à ce point de vue, les deux espèces de ce genre.

VARIATIONS DE L'APPAREIL SÉCRÉTEUR DU *TSIMATIMIA PERVILLEI*.

Le *Ts. Pervillei* est une espèce indifférente, dont des formes nombreuses ont été recueillies à la fois sur des terrains sédimentaires divers (calcaires, grès, sol caillouteux ou sablonneux) et sur des terrains primitifs (gneiss et schistes cristallins). D'où deux séries de formes à distinguer.

Formes des terrains sedimentaires. — Elles se signalent toutes par une réduction plus ou moins accentuée de l'appareil sécréteur.

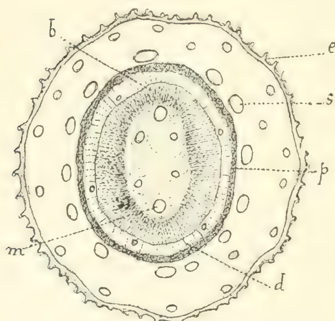


Fig. 15. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme du calcaire crétacé). — *e*, épiderme papilleux ; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle seléreux ; *d*, liber, avec cinq petits canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec six canaux sécréteurs périphériques.

Prenons d'abord les formes du calcaire. L'une d'elles provient d'un calcaire crétacé des environs de Majunga. Dans un rameau de 3 millimètres de diamètre, on trouve (fig. 15) : dans l'écorce, deux rangs de canaux sécréteurs, avec quelques rares canaux disséminés dans la région moyenne; les canaux du rang interne *s* sont deux ou trois fois plus larges que ceux de la rangée externe. Dans la moelle *m*, étroite et scléritiée, s'observent, exclusivement à la périphérie, de quatre à six canaux sécréteurs de différents diamètres. Outre ces organes sécréteurs d'origine primaire, il s'est formé dans le liber secondaire *d* cinq très petits canaux espacés les uns des autres.

Dans la feuille, la méristèle principale de la nervure médiane ne contient aucun organe sécréteur. La région corticale en renferme une dizaine : un seul à la partie supérieure, dans l'échancrure médiane de la gaine péricyclique ; les autres, répartis en deux rangs dans la partie inférieure. Le mésophylle en montre

deux rangées, où ces canaux sont d'ailleurs très clairsemés : les uns dans le mésophylle supérieur, au-dessus du niveau des nervures, et parfois superposés à celles-ci ; les autres, isolés dans le mésophylle inférieur. Les premiers sont quelquefois situés en plein tissu palissadique même, immédiatement sous l'épiderme.

Une seconde forme a été récoltée dans un bois à sol calcaire sur les bords du Jabohazo. Un rameau de 4 millimètres possède

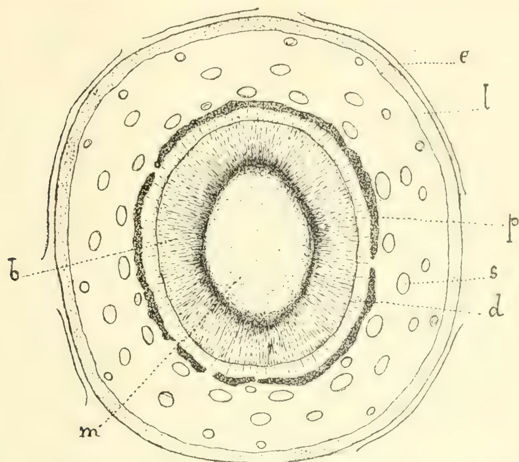


Fig. 16. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme des grès liasiques, de Maroaboala). — *e*, épiderme, en voie d'exfoliation ; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur de l'écorce ; *p*, péricycle ; *d*, liber dépourvu de tout organe sécréteur ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, privée de tout organe de sécrétion.

un appareil sécréteur primaire notablement plus développé que dans le cas précédent ; on voit dans l'écorce amylifère, immédiatement sous le périderme, une rangée de canaux sécréteurs étroits, mais nombreux ; nombreux aussi sont les canaux de la rangée profonde, qui sont trois fois plus larges que les précédents ; dans la région corticale moyenne, les organes sont plus clairsemés et de diamètre variable.

D'autre part, la moelle, plus large que précédemment, mais sclérifiée et amylifère aussi, renferme treize canaux sécréteurs de différents diamètres, rangés irrégulièrement à la périphérie.

Mais, par contre, on n'observe aucun organe de sécrétion différencié dans le liber secondaire.

Cette plante possède des feuilles toutes arrondies au sommet, mais les unes grandes et les autres plus petites. Quelques différences entre elles se manifestaient surtout dans le pétiole. Le pétiole des grandes feuilles montrait dans le conjonctif médullaire de la méristèle, au centre de l'arc libéroligneux, quatre canaux sécréteurs; mais ceux-ci ne se prolongeaient pas dans la région correspondante de la nervure médiane du limbe. Le pétiole des petites feuilles n'avait, au contraire, aucun canal sécréteur au centre de leur méristèle. D'autre part, les canaux sécréteurs étaient un peu plus nombreux dans la région corticale de la nervure médiane et le mésophylle des grandes feuilles.

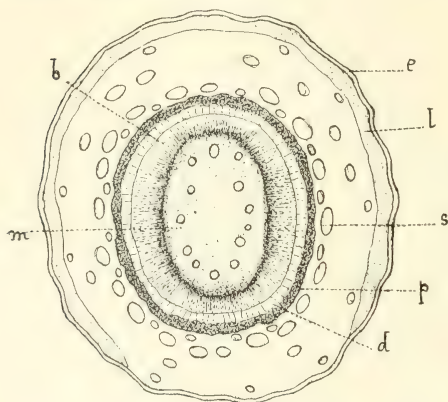


Fig. 17. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme des dunes basses de Baly). — *e*, épiderme; *l*, périderme; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux; *d*, liber dépourvu de canaux sécréteurs; *b*, bois; *m*, moelle lignifiée, avec une rangée de canaux périphériques.

A ces formes du calcaire comparons d'autres formes provenant de terrains sédimentaires encore, et de nature variée. L'une d'elles a été recueillie sur des grès liasiques, à Maroaboala. Un rameau de 5 millimètres de diamètre (fig. 16), où un périderme *l* déjà très développé a presque complètement exfolié l'épiderme *e*, montre, dans son écorce primaire parenchymateuse, quatre rangs de canaux sécréteurs *s*, dont le diamètre croît assez régulièrement de dehors en dedans, avec pourtant quelques petits canaux profonds. Mais la moelle, entièrement lignifiée, est dépourvue de tout organe de sécrétion. On n'en voit

pas non plus dans la couche libérienne pourtant déjà épaisse.

L'amoindrissement de l'appareil sécréteur est donc plus marqué dans cette forme des grès liasiques que dans les formes du calcaire, puisque cet appareil se réduit aux seuls canaux sécréteurs corticaux.

Une autre forme, recueillie dans un bois à sol sablonneux, nous fournit un jeune rameau de l'année où l'écorce étroite ne possède que deux rangées très régulières de canaux : l'une externe à canaux très espacés, étroits, l'autre profonde pourvue de canaux plus nombreux et quatre fois plus larges. En tout, on compte 20 canaux corticaux. Dans la moelle sclérifiée, il n'y a que deux canaux. Le liber en est dépourvu.

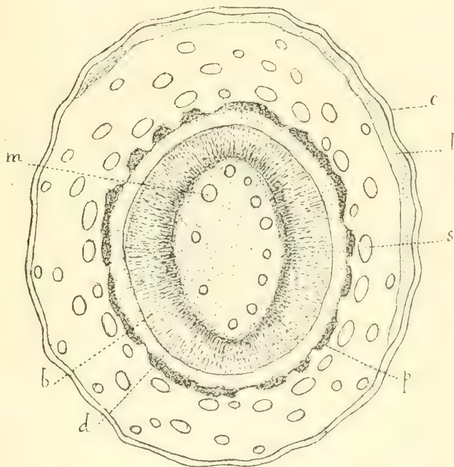


Fig. 18. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme d'un bois caillouteux de Maroaboala). — *e*, épiderme; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux; *d*, liber dépourvu de canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec une rangée de canaux périphériques.

Une autre forme encore a été récoltée à Baly, sur des dunes basses, près de la mer. L'écorce (fig. 17), protégée par un périderme *l* sur une partie de sa périphérie, et dont le parenchyme est parsemé de cellules scléreuses à parois épaisses, contient quatre rangs de canaux sécréteurs *s*; les deux rangs internes sont composés des canaux les plus larges, alternant assez régulièrement avec des canaux plus petits. La moelle est sclérifiée et contient douze canaux sécréteurs de faible diamètre, tous placés à la périphérie. Le liber n'en présente aucun.

Quelques-uns de ces canaux médullaires se prolongent dans le pétiole, où le parenchyme médullaire de la méristèle en renferme trois ; mais la région correspondante de la nervure médiane n'en offre aucun. La partie corticale du pétiole et de la nervure en possède un nombre relativement élevé ; mais dans le mésophylle supérieur et inférieur ces organes sont très clairsemés.

Voici enfin une forme rencontrée dans un bois à sol caillouteux de Maroaboala, à 60 mètres d'altitude. Dans un rameau de 4 millimètres de diamètre, on trouve (fig. 18) : à l'intérieur de

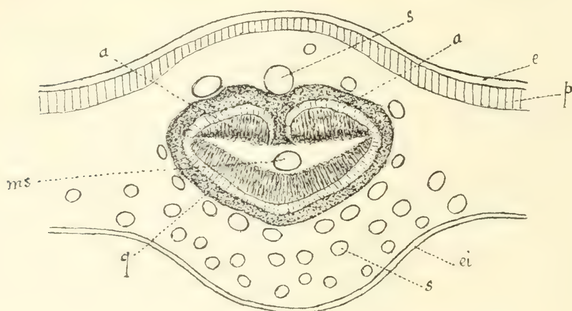


Fig. 19. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Tsimatimia Pervillei* (forme du bois caillouteux de Maroaboala). — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, tissu palissadique ; *ss*, canaux sécréteurs corticaux ; *q*, gaine fibreuse péricyclique de la méristèle ; *a*, arc libéroligneux ; *ms*, canal sécréteur médullaire central.

l'écorce, trois ou quatre rangées de canaux sécréteurs *s* qui, relativement à ce que l'on observe dans les exemples précédents, sont à la fois nombreux et larges. La moelle *m*, elliptique, sclérifiée, est pourvue encore de 11 ou 12 canaux de diamètre variable, situés à la périphérie. Mais le liber secondaire, très épais déjà, pourtant, n'a encore formé aucun organe de sécrétion.

Cependant, dans ce dernier cas, l'action de ce sol caillouteux s'est exercée d'une manière plus favorable sur la sécrétion résineuse ; aussi l'appareil sécréteur primaire tout au moins, cortical et médullaire, est mieux représenté que dans les formes précédentes. Ce fait a une répercussion remarquable sur la com-

position de l'appareil sécréteur de la feuille. Dans le pétiole, on trouve à l'intérieur de l'arc libéroligneux, dans le conjonctif médullaire de la méristèle, cinq gros canaux sécréteurs, prolongements des canaux de la moelle de la tige ; de plus, l'un d'eux se continue dans le limbe, où il apparaît au centre de la méristèle principale (fig. 19, *ms*). Les canaux corticaux se prolongent également en assez grand nombre dans l'écorce du pétiole, de la nervure et dans le mésophylle, avec leur disposition habituelle.

En résumé, on voit que l'influence de tous ces terrains sédimentaires se manifeste par une réduction, à des degrés variables, du nombre et des dimensions des canaux sécréteurs de la tige et de la feuille. Parmi les organes sécréteurs primaires de la tige, ceux de l'écorce ne font jamais défaut; mais ceux de la moelle peuvent manquer. Aussi, comme ce sont surtout ces canaux médullaires qui se réduisent le plus et tendent à disparaître, leur prolongement dans le pétiole et surtout dans la nervure médiane du limbe constitue l'exception. Quant aux canaux sécréteurs du liber secondaire, leur apparition est sans doute généralement très tardive dans ces formes ; aussi les rameaux de deux ans en sont encore le plus souvent dénués.

Nous venons de voir que, dans certaines de ces formes, la moelle peut être complètement privée de canaux sécréteurs. Mais il y a mieux. Nous avons pu observer un cas où, dans un même rameau, le nombre des canaux sécréteurs de la moelle variait dans les divers entre-nœuds; et, dans l'un de ceux-ci, on ne voyait aucun canal médullaire. Il s'agit d'une forme récoltée sur les bords du Bemarivo, en terrain malheureusement indéterminé, mais dont l'action a eu pour effet de réduire, d'une manière générale, tout l'appareil sécréteur primaire, cortical et médullaire; par contre, les canaux du liber secondaire étaient relativement précoces, et il s'en était différencié à la périphérie même de cette zone. Dans la région médullaire et à sa périphérie, on observait : dans le deuxième entre-nœud du rameau, 9 canaux sécréteurs ; dans le quatrième entre-nœud, 12 canaux ; dans le onzième entre-nœud, 13 canaux ; et enfin, dans le quatorzième entre-nœud, à la base du rameau, il n'y avait aucun canal dans la moelle. Ces observations sont intéressantes surtout

en ce qu'elles montrent que les organes de la moelle ne sont que de courts canaux sécréteurs qui appartiennent à l'entre-nœud considéré et de là passent, en partie, dans la feuille. On voit que leur variation numérique daus les entre-nœuds successifs peut être considérable.

Formes des terrains primitifs. — Une première forme a été recueillie dans un bois humide, à Firingalava, sur le gneiss.

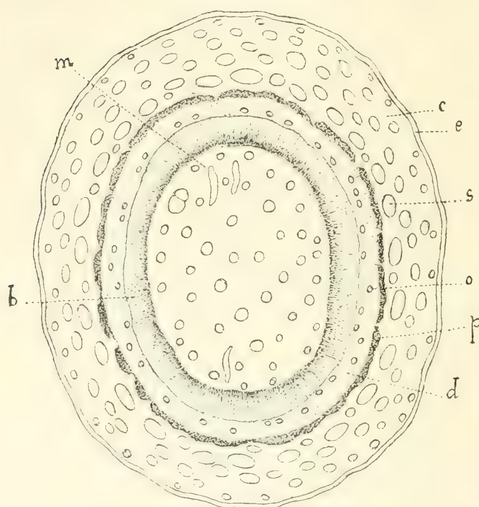


Fig. 20. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Tsimatimia Pervillei* (forme du gneiss de Firingalava). — *e*, épiderme ; *c*, écorce ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber pourvu de canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle parenchymateuse, avec nombreux canaux sécréteurs, parfois anastomosés ou dirigés obliquement.

Un rameau (fig. 20), à section ovale, ayant 6 millimètres sur 5 millimètres dans ses deux dimensions, est protégé par un épiderme à cuticule épaisse *e* et ne présente pas encore de formations péridermiques. L'écorce *c* contient cinq ou six rangs de canaux sécréteurs dont le diamètre va croissant de dehors en dedans ; les plus larges *s* occupent d'une manière générale la partie profonde de la région corticale. Cependant la dernière rangée interne se compose souvent de canaux deux ou trois fois plus étroits que ceux qui les précèdent ; ils ne sont séparés du péricycle que par deux ou trois assises de cellules corticales. Ces organes sont très nombreux dans toute l'écorce, qui en est comme criblée.

L'appareil sécréteur primaire comprend, en outre, les canaux

de la moelle. Cette région médullaire *m* est ici très large, parenchymateuse, sauf une étroite bordure sclérifiée à la face interne du bois. On y voit disséminés de 30 à 40 canaux sécréteurs, de diamètre variable, dont quelques-uns sont sectionnés très obliquement, ce qui indique qu'ils s'inclinent pour sortir de la moelle et sont destinés à la feuille ; les anastomoses sont assez fréquentes.

Enfin, dans le liber secondaire, on observe deux cercles de petits canaux sécréteurs irrégulièrement espacés (fig. 20, *o*), au

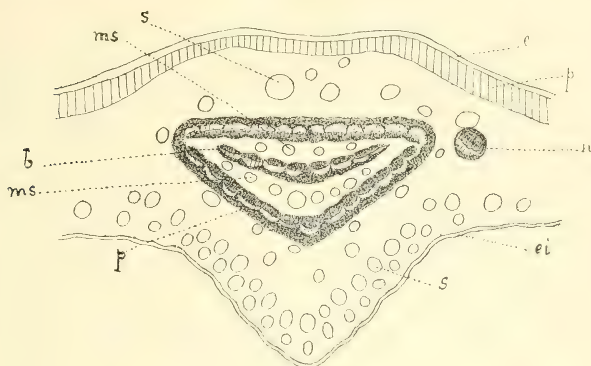


Fig. 21. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane d'une feuille de *Tsimatimia Pervillei* (forme du gneiss de Firingalava). — *e*, épiderme ; *p*, tissu palissadique ; *ei*, épiderme inférieur ; *ss*, canaux corticaux ; *p*, péricycle fibreux de la méristèle ; *b*, double bande libéroligneuse de la base de la méristèle triangulaire ; *ms*, canaux sécréteurs médullaires de la méristèle.

nombre de 20 à 30 environ, et dont les premiers se sont différenciés de façon précoce dans les premières assises de la couche libérienne secondaire, immédiatement en dedans du liber primaire.

Dans la feuille, le développement de l'appareil sécréteur est en corrélation avec celui constaté dans le rameau. La large méristèle principale (fig. 21) qui occupe le centre de la nervure médiane renferme dans son conjonctif médullaire 12 canaux sécréteurs *ms* : 8 situés dans la concavité de la partie inférieure de l'arc libéroligneux, et 4 entre les couches libéroligneuses à orientation inverse de la partie supérieure. En outre, la région corticale de la nervure est, comme celle de la tige, criblée de

canaux sécréteurs *ss* disposés sur deux rangs dans sa partie supérieure, et sur quatre rangs dans sa partie inférieure. Enfin, dans le mésophylle, les canaux sécréteurs sont nombreux et répartis, comme à l'ordinaire, en deux rangées : l'une dans le mésophylle supérieur, où les canaux sont souvent superposés aux nervures et se ramifient avec elles ; l'autre dans le mésophylle inférieur, où ces organes sont en général isolés dans le tissu lacuneux.

Fig. 22. — Coupe transversale schématique d'un rameau du *Tsimatimia pedicellata* (forme du gneiss). — *e*, épiderme en grande partie exfolié par le périderme *l* ; *s*, canal cortical ; *p*, péricycle seléreux ; *d*, liber, avec nombreux et larges canaux sécréteurs ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, avec canaux sécréteurs périphériques.

Une autre forme de la même espèce provient des schistes cristallins d'Ampombosihanaka. Le développement de son appareil sécréteur primaire est, à peu de chose près, semblable à celui de la forme précédente. Dans un rameau de l'année, aussi bien que dans un rameau de deux ans, il n'existe encore aucun périderme en dedans de l'assise épidermique à cuticule très épaisse. L'écorce renferme cinq ou six rangs de canaux sécréteurs, dont les plus larges occupent, en grand nombre, sa région moyenne et surtout sa partie profonde.

La moelle, très large, d'ailleurs en voie de lignification dans le rameau de deux ans, contient environ 40 canaux sécréteurs disséminés dans tout le parenchyme médullaire.

Mais il ne s'est encore différencié aucun organe sécréteur dans le liber secondaire. Comme la couche libérienne a ici la même épaisseur que dans la forme du gneiss, il faut en con-

clure que la formation des canaux secondaires est plus tardive dans la forme des schistes cristallins.

Le développement de l'appareil sécréteur de la feuille correspond à celui de la tige. Dans le pétiole, on observe 20 canaux sécréteurs dans le conjonctif médullaire de la méristèle. La région corticale en contient aussi de très nombreux disposés sur cinq ou six rangs. D'autre part, à l'intérieur de la méristèle principale de la nervure médiane, on compte encore 6 canaux, et la région corticale elle-même, comme celle du pétiole, en est abondamment pourvue; leur nombre est pourtant relativement moindre dans le mésophylle.

En résumé, dans cette série des formes du *Ts. Pervillei* provenant des terrains primitifs, le développement de l'appareil sécréteur consiste essentiellement dans l'augmentation considérable du nombre des organes sécréteurs primaires de l'écorce et de la moelle; celle-ci en contient dans toute son étendue et non plus seulement à sa périphérie, comme dans les formes des terrains sédimentaires. Quant aux canaux du liber secondaire, ils se constituent toujours en grand nombre; mais leur apparition, précoce dans la forme du gneiss, est plus tardive dans celle des schistes cristallins.

En étudiant maintenant la seconde espèce du genre *Tsimatimia*, nous allons voir le développement de l'appareil de sécrétion se manifester d'une manière bien différente. Et ce sera une nouvelle modalité du phénomène que nous signalons.

Appareil sécréteur du *TSIMATIMIA PEDICELLATA*.

C'est encore du gneiss de l'Ankaizina que provient le *Ts. pedicellata*. L'examen d'un jeune rameau de l'année nous montra tout d'abord des particularités intéressantes. L'appareil sécréteur primaire, cortical et médullaire, est relativement réduit. Dans l'écorce parenchymateuse, où se trouvent çà et là des groupes de larges cellules scléreuses à parois plus ou moins épaisses, on observe seulement deux rangs de canaux sécréteurs : le rang externe est constitué par des organes très étroits et espacés; le rang interne, situé dans la couche corticale profonde, se compose de larges canaux, au nombre de 18. D'autre part, dans la moelle

elliptique, déjà sclérifiée, on ne compte que 3 à 4 canaux, placés vers les extrémités de l'ellipse. Mais, fait remarquable, un rang de 4 canaux s'est déjà différencié dans la faible couche de liber secondaire rejeté en dehors par l'assise génératrice libéroligneuse. La formation de ces organes libériens d'origine secondaire est donc ici d'une précocité très particulière.

L'observation d'un rameau de deux ans est du reste tout à fait significative à cet égard (fig. 22). Dans l'écorce primaire étroite, protégée ici par le périderme, et où abondent les paquets d'éléments scléreux, on trouve les canaux sécréteurs toujours en nombre restreint, et plus espacés encore les uns des autres par suite de l'accroissement tangentiel de l'écorce, dont les éléments se cloisonnent activement dans le sens radial.

La moelle, très étroite également, en grande partie sclérifiée, renferme 6 canaux situés à sa périphérie.

Mais si les organes de sécrétion primaires ont, dans cette espèce, une faible importance, par contre, tout l'appareil sécréteur libérien secondaire acquiert un développement que nous n'avons pas encore rencontré à ce degré. On voit, en effet, dans le liber secondaire, des canaux sécréteurs, en grand nombre *o* disposés assez irrégulièrement sur trois rangs, mais très rapprochés les uns des autres, et fréquemment anastomosés dans le sens tangentiel. On peut donc dire que ce liber secondaire est ici parcouru par trois réseaux successifs de canaux sécréteurs.

Il résulte de ces descriptions que : dans le *Ts. Pervillei*, le développement de l'appareil sécréteur, dans les formes du gneiss et des schistes cristallins, a lieu surtout par l'accroissement du nombre des organes de sécrétion primaires et, à un degré moindre, par la différenciation d'un nombre relativement élevé de canaux libériens secondaires ; tandis que le développement de l'appareil sécréteur du *Ts. pedicellata*, provenant du gneiss, se manifeste essentiellement par une augmentation remarquable et très particulière du nombre des organes de sécrétion différenciés dans le liber secondaire.

Ce sont, à ce point de vue, deux modalités toutes différentes

du même phénomène et caractéristiques des deux espèces, jusqu'ici connues, de ce genre.

D'ailleurs, cette manière d'être de l'appareil sécréteur du *Ts. pedicellata* n'est pas sans analogie avec ce que nous allons constater dans le genre suivant.

Genre SYMPHONIA

Les deux espèces de ce genre, que nous avons étudiées, proviennent du gneiss et de localités sèches ; mais l'une, *Symphonia nectarifera* Jum. et Perr., ne dépasse pas 1 200 mètres d'altitude ; tandis que l'autre, *Symphonia clusioides* Baker, se tient entre 1400-1700 mètres. Chacune de ces espèces mérite une description particulière.

Symphonia nectarifera Jum. et Perr.

Tige. — Un rameau de 4 millimètres de diamètre (fig. 23) est recouvert d'un épiderme composé de petites cellules pourvues d'une cuticule peu épaisse. Il n'y a pas de périderme. Mais on trouve à la périphérie de l'écorce (fig. 24), et séparée de l'épiderme *e* par deux ou trois assises un peu collenchymateuses *c*, une couche discontinue de cellules scléreuses, polygonales, allongées radialement, à parois épaisses et ponctuées (fig. 24, *o*) qui prennent naissance par cloisonnements des cellules corticales *i*, allongement radial et lignification des éléments qui en proviennent. Il faut admettre que c'est là un tissu de protection,

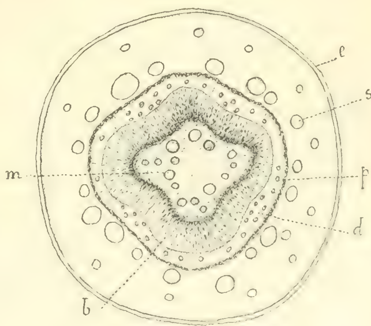


Fig. 23. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Symphonia nectarifera*. — *e*, épiderme ; *s*, canal cortical ; *p*, péricycle fibreux ; *d*, liber et canaux sécréteurs libériens ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée et canaux sécréteurs périphériques.

une sorte de périderme irrégulier, anormal, qui se constitue avant le périderme proprement dit.

Tout le reste de l'écorce est parenchymateux et dépourvu de cristaux d'oxalate de calcium. On y observe (fig. 23) de nombreux canaux sécréteurs *s* disséminés dans toute la région corticale située en dedans de la couche scléreuse dont il vient d'être question. Ces canaux, groupés en certains points, plus rares en d'autres, sont de diamètre très variable : les plus larges, qui occupent la partie moyenne ou la région profonde de l'écorce, ont de 6 à 7 fois le diamètre des plus petits.

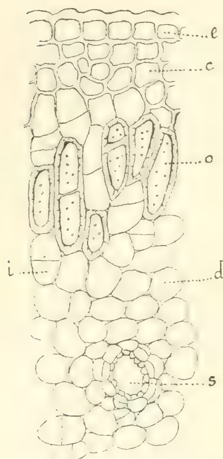


Fig. 24. — Coupe transversale de la partie corticale externe d'un rameau de *Symphonia nectarifera*. — *e*, épiderme ; *c*, couche collenchymateuse ; *o*, couche à grandes cellules scléreuses ; *i*, cellule cloisonnée avant la sclérification ; *d*, écorce ; *s*, canal sécréteur cortical.

L'endoderme n'est pas distinct. Le péricycle affecte la forme d'un anneau scléreux, rompu en quelques points par suite de l'accroissement diamétral de la stèle ; il est formé de petites fibres verticales à parois très épaisses, accompagnées çà et là de quelques cellules lignifiées allongées tangentiellement. Mais celles-ci n'ont pas, dans la constitution de ce péricycle scléreux, l'importance signalée dans les *Rheedia* et *Tsimatimia*.

La couche libéroligneuse sous-jacente au péricycle a, de même que celui-ci, un contour polygonal irrégulier, comme d'ailleurs la moelle elle-même, qu'elle circonscrit.

La zone libérienne (fig. 23, *d*) offre un peu plus d'épaisseur au niveau des faces légèrement concaves du polygone qu'aux angles d'ailleurs arrondis. Elle renferme une double rangée de canaux sécréteurs libériens secondaires : la rangée externe est presque continue, complète, formée de canaux étroits, parfois espacés régulièrement ; la rangée interne, au contraire, est en voie de formation, elle n'est représentée que par les canaux différenciés dans les endroits où le liber secondaire

atteint sa plus grande largeur, c'est-à-dire vis-à-vis des faces concaves du bois.

La couche ligneuse ne présente rien de particulier. La moelle, à contour polygonal irrégulier, est sclérifiée et pourvue à sa périphérie de 15 canaux sécréteurs de diamètre variable, mais dont quelques-uns sont très larges.

Il est à noter que tous les organes sécréteurs de la plante, primaires et secondaires, sont remplis constamment de matière résineuse.

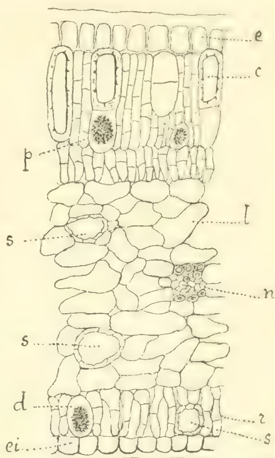


Fig. 25. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Symphonia nectarifera*. — *e*, épiderme supérieur ; *p*, tissu palissadique ; *c*, grandes cellules scléreuses ou oxalifères de la couche palissadique ; *l*, couche lacuneuse ; *n*, nervure ; *ei*, épiderme inférieur ; *r*, assise palissadiforme inférieure ; *d*, cellule à cristal d'oxalate de calcium ; *ss*, canaux sécréteurs.

Au point de vue de leur structure particulière, on peut encore faire remarquer que les canaux sécréteurs de cette espèce possèdent une assise de bordure à éléments très petits ; de plus, cette assise bordante, du moins dans l'écorce parenchymateuse, est doublée extérieurement d'une rangée d'éléments allongés et cloisonnés tangentiellement (fig. 24, *s*).

Feuille. — Le limbe est peu renflé au niveau de la nervure médiane. Celle-ci présente en son centre une méristèle principale protégée par une gaine péricyclique fibreuse, épaisse, avec un arc libéroligneux fermé, doublement recourbé à ses extrémités. Le conjonctif médullaire de cette méristèle est lignifié, et dépourvu de tout organe sécréteur. La région corticale, différenciée supérieurement en tissu palissadique, contient une rangée de larges canaux sécréteurs, tous accolés à la gaine fibreuse péricyclique.

Entre les deux épidermes, dont le supérieur est pourvu d'une cuticule très épaisse, s'étend le mésophylle qui est subcentrique (fig. 25). Le tissu palissadique supérieur *p* très différencié occupe un peu plus du tiers de l'épaisseur du

mésophylle. Il comprend, en somme, deux assises : la première palissade, sous-épidermique, a ses éléments très allongés verticalement et cloisonnés transversalement. A ces éléments palissadiques parenchymateux sont associées de grosses cellules scléreuses *c* dont l'origine est la suivante : certaines cellules de la première palissade, tout en s'allongeant perpendiculairement à l'épiderme, élargissent leur diamètre transversal, et parfois se scléritient tout entières. Mais le plus souvent, après s'être agrandies, elles se divisent en une ou deux cloisons transversales, et alors un ou deux seulement des éléments qui en résultent, les plus voisins de l'épiderme, prennent des parois épaisses et lignifiées ; l'autre ou les autres conservent leur membrane cellulosique, et se remplissent de gros cristaux en oursins d'oxalate de calcium. Mais les grandes cellules oxalifères que l'on observe dans le tissu palissadique peuvent se différencier directement sans division, ou bien encore après un seul cloisonnement, qui donne deux larges cellules superposées remplies chacune d'une grosse macle sphérique.

La seconde assise palissadique, moins haute que la précédente de moitié ou du tiers, est tout entière parenchymateuse et aussi cloisonnée transversalement.

Le tissu lacuneux *l* à cellules rameuses ou irrégulières allongées horizontalement, se termine inférieurement par une assise d'éléments *r* à membrane mince, sous-épidermiques, dressés verticalement, palissadiformes ; ce qui donne bien au mésophylle un caractère subcentrique très net.

Les canaux sécréteurs *s*, nombreux, anastomosés, remplis d'un contenu brunâtre, sont répartis dans tout le mésophylle. Les nervures *n* isolées dans le mésophylle sont parfois accompagnées de deux de ces canaux, l'un superposé, l'autre sousjacent, qui les suivent dans leurs ramifications.

Symphonia clusioides Baker.

Tige. — Le rameau que nous allons décrire a 3 millimètres de diamètre (fig. 26). Le péridermе cortical s'est formé sur une partie de sa surface, en dehors de la couche scléreuse qui existe ici, comme dans l'espèce précédente (fig. 24), mais

beaucoup moins développée : ce qui explique, dans une certaine mesure, l'apparition plus précoce des formations péridermiques.

L'écorce parenchymateuse contient un nombre relativement peu élevé de canaux sécréteurs (fig. 26, *s*), dont le diamètre moyen est, en outre, moindre que dans l'espèce précédente; ils sont irrégulièrement disséminés dans l'écorce.

L'anneau péricyclique fibreux *p* est rompu en plusieurs points; les groupes interposés de grandes cellules scléreuses allongées tangentiellement sont ici plus nombreux et prennent une part plus grande à la constitution de ce péricycle.

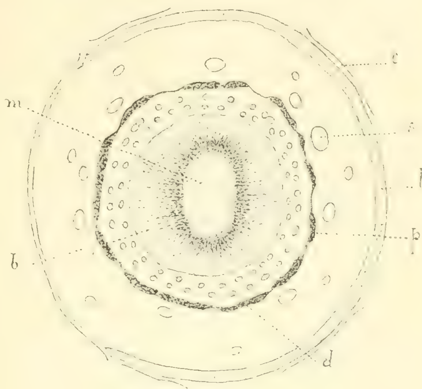


Fig. 26. — Coupe transversale schématique d'un rameau de *Symphonia clusioides*. — *e*, épiderme, en partie exfolié ; *l*, périderme ; *s*, canal sécréteur cortical ; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber et canaux sécréteurs libériens ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée, dépourvue d'organes sécréteurs.

La zone libérienne secondaire sous-jacente *d* contient deux cercles nettement concentriques de nombreux petits canaux sécréteurs placés côte à côte, régulièrement espacés dans chacun des cercles, et remplis pour la plupart d'un contenu résineux jaunâtre. D'après cette disposition, il paraît se former dans le liber secondaire une rangée circulaire de canaux sécréteurs par année.

Par contre, la moelle *m* très réduite, scléreuse, est dépourvue de tout organe sécréteur.

Feuille. — La nervure médiane (fig. 27) correspond, non pas à une côte inférieure saillante, comme c'est le cas habituel, mais à une double dépression du limbe, toutefois plus accentuée à la face supérieure.

La méristèle principale, aplatie, à section allongée transversalement, est entourée d'une gaine péricyclique scléreuse.

épaisse; son conjonctif central lignifié ne renferme aucun organe sécréteur.

La région corticale est différenciée en un tissu palissadique supérieur; elle présente, en outre, dans son parenchyme : en haut 3 canaux sécréteurs dont un médian *s* dans l'échancrure médiane de la gaine péricyclique de la méristèle, et, en bas, 9 canaux dont les 4 plus larges accolés à cette même gaine, les autres, étroits, au voisinage de l'épiderme inférieur.

L'épiderme supérieur, plus développé que l'assise épidermique inférieure, est formé de grandes cellules rectangulaires recouvertes d'une cuticule épaisse (fig. 28, *e*).

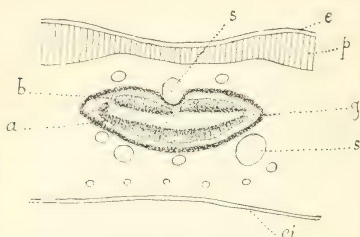


Fig. 27. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille de *Symphonia clusioides*. — *e*, épiderme supérieur ; *ei*, épiderme inférieur ; *p*, couche palissadique ; *g*, gaine fibreuse péricyclique de la méristèle ; *a* et *b*, liber et bois de l'arc libéroligneux ; *ss*, canaux sécréteurs corticaux.

Le mésophylle est plus nettement subcentrique encore que dans l'espèce précédente. Le tissu palissadique occupe la moitié environ de l'épaisseur totale de ce mésophylle (fig. 28). Il ne comprend, en réalité, que deux assises. La palissade supérieure est constituée par de longues cellules perpendiculaires à l'épiderme et divisées par 3 ou 4 cloisons transversales. Il en résulte des sortes de longues cellules articulées *p*, serrées les unes contre les autres. Au milieu de ces éléments palissadiques parenchymateux et parallèlement à leur direction, on observe de nombreuses cellules scléreuses en forme d'épingles, à parois lignifiées, épaisses, à tête renflée supérieure directement appuyée contre l'épiderme supérieur. Elles proviennent de la sclérification de cellules palissadiques avant que les cloisonnements ne s'y produisent; elles sont alors simples et de même longueur que les éléments parenchymateux de la palissade. Mais parfois une ou deux divisions transversales ont lieu avant la sclérification; et alors il peut se faire que la ou les cellules supérieures épaississent seules leur membrane; d'où pro-

duction de cellules scléreuses courtes *d* à extrémité inférieure tronquée.

La seconde assise palissadique est formée de cellules ayant le quart environ de la hauteur des éléments de l'assise précédente; elles sont également divisées par une ou deux cloisons transversales.

Le tissu lacuneux est constitué par des cellules rameuses limitant des lacunes régulières, arrondies ou ovales; il s'étend jusqu'à l'assise palissadiforme inférieure *r*, très bien différenciée avec ses cellules dressées verticalement et cloisonnées dans le sens transversal.

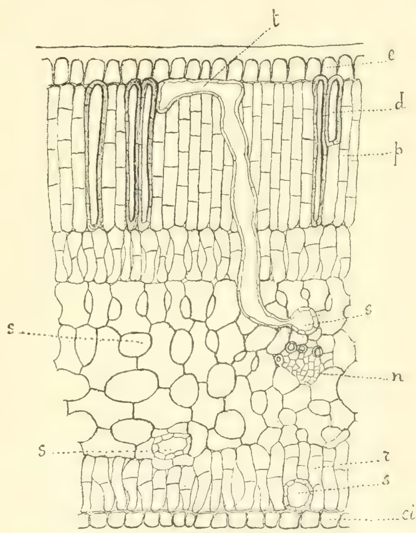


Fig. 28. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Symphonia clusioides*. — *s*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, couche palissadique supérieure; *d*, cellules scléreuses; *ss*, canaux sécréteurs; *t*, diverticule sécréteur terminé en ampoule; *n*, nervure; *r*, assise palissadiforme inférieure; *s*, parenchyme lacuneux.

De nombreux canaux sécréteurs *s* sont disséminés dans le mésophylle. Beaucoup d'entre eux sont superposés aux nervures *n* qu'ils accompagnent; on en voit également qui sont sous-jacents aux nervures et qui s'inclinent dans la même direction qu'elles. Bon nombre de ces organes de sécrétion sont isolés au milieu du tissu lacuneux; mais quelques-uns sont situés dans le tissu palissadiforme, immédiatement sous l'épiderme inférieur *ei*. Il convient pourtant de ne pas les confondre avec les larges chambres sous-stomatiques très fréquentes, qui correspondent aux nombreux stomates de cette face de la feuille.

Les canaux sécréteurs superposés aux nervures présentent une disposition que nous n'avons rencontrée que dans cette espèce. Ils émettent, çà et là, des ramifications (fig. 28, *t*) qui, au lieu d'accompagner les nervures, se dressent verticalement, pour pénétrer dans le tissu palissadique; puis, parvenus au niveau de l'épiderme supérieur *e*, ces courts organes sécréteurs s'inclinent pour s'appliquer contre la face épidermique interne, effectuent ainsi un certain trajet en s'insinuant entre les cellules de la palissade, et finalement se terminent en une ampoule, qui s'appuie contre les cellules scléreuses de cette région. Il est d'autant plus facile d'observer le parcours de ces sortes de diverticules des canaux sécréteurs qu'ils sont remplis en partie d'un contenu résineux vert brunâtre.

En résumé, de ces deux espèces de *Symphonia*, toutes deux du gneiss et de localités sèches, il en est une, *S. clusioides*, qui a son appareil sécréteur primaire manifestement moins développé que l'autre; cette insuffisance des organes primaires de la tige est, il est vrai, compensée par la différenciation régulière de nombreux canaux sécréteurs dans le liber secondaire. Ce qui n'est pas sans analogie avec ce que nous avons observé dans le *Tsimatimia pedicellata*. Mais ces mêmes canaux libériens se forment d'une manière aussi précoce et aussi régulière dans le *S. nectarifera* qui possède, en somme, un appareil sécréteur plus développé, dans son ensemble, que l'espèce voisine.

Or, toutes les conditions de milieu sont les mêmes pour ces deux plantes, sauf l'altitude; on est donc amené à supposer, d'après les différences d'altitude signalées au début, que, toutes choses égales d'ailleurs, l'activité de la sécrétion résineuse diminue à mesure que l'altitude s'élève.

Mais ce fait ne pourrait nécessairement être confirmé et bien établi que par des observations plus nombreuses.

Genre **OCHROCARPUS**

« Le genre *Ochrocarpus*, dit J. Vesque, dans sa Monographie des Guttifères, est très mal connu. » Aussi voyons-nous un réel intérêt à étudier avec quelques détails les espèces que nous

possédons : *Ochrocarpus eugenioides* Pl. et Tr. ; *O. angustifolius* Pl. et Tr.; *O. sanguineus* Jum. et Perr.

Ochrocarpus eugenioides Pl. et Tr.

Cette espèce est représentée par une seule forme provenant du gneiss.

Tige. — Un rameau de 4 millimètres de diamètre est protégé, sur une partie de sa surface, par un épiderme à cuticule peu épaisse, et, ailleurs, par un périderme sous-épidermique, avec six assises subéreuses. Le parenchyme cortical sous-jacent est un peu collenchymateux dans sa région externe; on y observe, outre de gros cristaux maclés d'oxalate de calcium, des cellules scléreuses parfois volumineuses, à parois extrêmement épaisses traversées par des ponctuations canaliculées. Les canaux sécréteurs qui parcourent cette écorce sont peu nombreux, tous très étroits, espacés les uns des autres, sur deux rangs.

Le cercle péricyclique scléreux est formé de fibres très épaisses, à lumière punctiforme; rompue çà et là, sa continuité a été rétablie en ces points par des groupes de grosses cellules lignifiées, allongées tangentiellement.

La couche libéroligneuse a un aspect elliptique, comme la moelle qu'elle circonscrit. La zone libérienne est notablement plus épaisse sur les faces latérales de l'ellipse qu'à ses deux extrémités. On y trouve, dans les parties les plus larges, trois rangées de canaux sécréteurs : la première comprend les canaux, peu nombreux d'ailleurs, différenciés dans le liber primaire; les deux autres se composent de larges canaux, parfois anastomosés dans le sens tangentiel, qui se sont constitués dans le liber secondaire.

Le bois, très fibreux par places, est ailleurs moins dense, avec de larges vaisseaux en grand nombre.

La moelle, en forme d'ellipse allongée, est, en grande partie, encore parenchymateuse, mais en voie de sclérification. Elle contient plus de 20 canaux sécréteurs disséminés dans toute sa masse.

Au point de vue de leur structure particulière, on peut noter que les canaux sécréteurs de cet *Ochrocarpus* sont limités par une assise de bordure à éléments très petits, doublée extérieu-

rement d'une rangée de cellules distinctes par leur allongement tangentiel et parfois cloisonnées. Cette particularité donne à ces organes un peu l'aspect de ceux des *Symphonia*.

Feuille. — Le pétiole offre en son centre deux arcs libéroligneux superposés. L'arc inférieur, le plus important, possède, dans son liber, trois petits canaux sécréteurs qui sont les prolongements de ceux de la région correspondante de la tige ; et dans sa concavité un large canal médian, qui représente, dans le pétiole, l'appareil sécréteur médullaire du rameau. La région corticale, collenchymateuse à sa périphérie, renferme de rares canaux sécréteurs, ce qui est conforme à ce que nous avons vu dans la tige.

Dans la méristèle principale de la nervure médiane, on retrouve les mêmes caractères observés dans le pétiole : en dedans d'une gaine péricyclique fibreuse, épaisse, deux arcs libéroligneux superposés ; 3 canaux sécréteurs dans le liber de l'arc inférieur ; et un seul large canal au centre du conjonctif médullaire sclérifié de la méristèle. Le parenchyme cortical de la nervure, différencié en un tissu palissadique supérieur, collenchymateux sous l'épiderme inférieur, ne possède que de rares canaux sécréteurs étroits.

Dans le limbe proprement dit (fig. 29), il convient d'examiner sucessivement les particularités qu'offrent les nervures et la structure du mésophylle interposé. Les nervures *n*, ainsi que l'avait constaté J. Vesque, sont, pour la plupart, rattachées aux épidermes supérieur et inférieur par du tissu mécanique. Ce tissu mécanique est surtout constitué par des fibres épaisses *f* au-dessus des nervures ; il est formé au-dessous d'elles de cellules scléreuses *a*, puis parfois, plus bas, de quelques fibres encore, qui reposent sur l'épiderme inférieur. Ces lames fibreuses, associées aux nervures, constituent un réseau dont les mailles sont occupées par la partie parenchymateuse du mésophylle bifacial : le tissu palissadique, qui représente environ la moitié du mésophylle, comprend une ou deux assises de cellules *p* trois à quatre fois plus hautes que larges, et une assise sous-jacente moins différenciée, à éléments seulement un peu plus hauts que larges. A sa partie supérieure, cette couche palissadique est traversée, immédiatement sous l'épiderme, par des fibres horizontales

issues des lames fibreuses (fig. 29, *f*) superposées aux nervures.

Le tissu lacuneux *l* à cellules rameuses aboutit inférieurement à une assise palissadiforme formé d'éléments irrégulièrement rectangulaires dressés sur la face profonde de l'épiderme inférieur. Les cristaux en oursins sont nombreux dans tout le mésophylle.

Dans les mailles du réseau des nervures, et au centre du mésophylle, ainsi que l'a encore vu Vesque, se trouvent de grosses

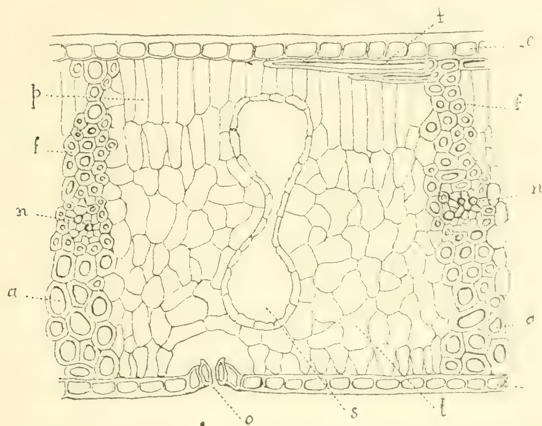


Fig. 29. — Coupe transversale du limbe de la feuille d'*Ochrocarpus engenioides*. — *e*, épiderme supérieur; *o*, stomate de l'épiderme inférieur; *f* et *a*, fibres et cellules lignifiées formant les lames scléreuses des nervures, *n*; *l*, parenchyme lacuneux; *f*, fibres horizontales du tissu palissadique; *s*, deux poches sécrétrices se fusionnant.

poches sécrétrices. Ce sont ces poches qui forment les « points pellucides » qu'on aperçoit, par transparence, dans les feuilles. Mais cet auteur n'en donne pas le mode de formation. Nous pourrons bientôt, à propos de l'espèce suivante, préciser ce point particulier.

Cependant, dans notre plante, les poches sécrétrices sont peu nombreuses, et les « points pellucides » sont, en conséquence, assez rares. D'ailleurs, dans la forme examinée par Vesque, qui est l'échantillon recueilli à Nossi-Bé par Pervillé, l'appareil sécréteur de la feuille, d'après sa description (1), paraît plus

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 524.

développé que dans notre exemplaire; car il dit que les canaux sécréteurs, qu'il appelle les « glandes canaliformes », sont très nombreux dans le parenchyme du pétiole et de la nervure, alors que nous avons, au contraire, constaté leur grande réduction numérique.

Par contre, notre forme est plus héliophile, d'où quelques différences entre notre description et celle de Vesque. Celui-ci ne signale pas les canaux libériens de l'arc libéroligneux du pétiole et de la nervure médiane, pourtant si caractéristiques.

Ajoutons que la plante que nous avons étudiée a été récoltée sur le gneiss, comme nous l'avons dit, mais à l'altitude de 800 mètres; d'où un nouveau fait indiquant la possibilité de l'influence de cette condition de milieu sur la réduction relative de l'appareil de sécrétion, portant cette fois particulièrement sur les organes corticaux de la tige, et, par suite, sur ceux de la feuille.

Ochrocarpus angustifolius Pl. et Tr.

De cette espèce nous avons trois formes : l'une, provenant de grès et schistes liasiques; et deux autres, du gneiss. Leur examen comparatif nous a permis de constater des faits intéressants.

Forme des grès et schistes liasiques. — La structure de la tige nous est fournie par un rameau de 5 millimètres (fig. 30), dont nous résumons brièvement les caractères. L'épiderme *e* à cuticule peu épaisse, et un périderme *l* partiellement formé sous l'assise épidermique, protègent l'écorce parenchymateuse, dépourvue de cristaux, et où on observe deux ou trois rangées de canaux sécréteurs étroits *s*, très espacés, qui occupent seulement les régions externe et moyenne de la couche corticale *c*. Le péricycle scléreux *p* est continu, formé de fibres associées à de grosses cellules lignifiées étirées tangentiellement.

La zone libérienne sous-jacente est large, son épaisseur égalant environ la moitié de celle de l'anneau ligneux. Le liber primaire d_1, très distinct, est complètement dépourvu de canaux sécréteurs, contrairement à une disposition qui a pu être considérée comme caractéristique du genre *Ochrocarpus*. Cependant

il existe deux rangs de canaux assez larges, mais clairsemés, dans le liber secondaire d_2.

La moelle elliptique m, large, sclérifiée seulement sur ses bords, mais parenchymateuse dans toute sa partie centrale, contient 23 canaux sécréteurs rangés à la périphérie, sauf un seul placé vers le centre.

Le caractère déjà signalé pour les canaux sécréteurs, à savoir

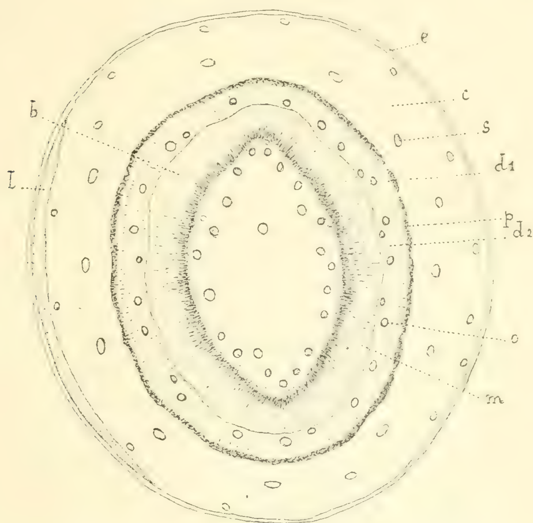


Fig. 30. — Coupe transversale schématique d'un rameau d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme des grès et schites liasiques). — e, épiderme ; c, écorce ; s, canal sécréteur cortical ; p, péricycle ; d_1, liber primaire ; d_2, liber secondaire et canaux sécréteurs libériens ; b, bois ; m, moelle et canaux médullaires.

l'assise de bordure formé d'éléments très petits et doublée extérieurement d'une assise parenchymateuse se distinguant par la forme de ses cellules étirées tangentiellement, est très marqué dans cette espèce.

La nervure médiane de la feuille présente en son centre une méristèle dont la constitution est en corrélation avec celle de la stèle de tige. On voit bien un large canal sécréteur central dans le conjonctif médullaire de cette méristèle ; mais le liber

de l'arc libéroligneux est privé de tout organe de sécrétion. Les canaux sécréteurs sont peu nombreux, dix environ, dans la région corticale, laquelle offre une palissade supérieure faiblement différenciée.

L'absence de canaux libériens dans l'arc libéroligeux de la nervure médiane pourrait rendre douteuse la détermination générique de la plante par l'anatomie foliaire, s'il n'y avait les caractères si nets du limbe de la feuille des *Ochrocarpus*, c'est-à-dire : d'une part, nervures rattachées aux épidermes par des lames scléreuses, mais en remarquant que les fibres ont, dans cette forme, des parois peu épaisses, et que la partie des cloisons fibreuses sous-jacentes aux nervures manque même parfois ; en second lieu, grandes poches sécrétrices situées au centre des mailles du réseau des nervures, dans le mésophylle, dont la structure bifaciale comprend deux assises palissadiques et un parenchyme lacuneux à cellules rectangulaires limitant des lacunes étroites. Les cristaux font défaut.

Formes du gneiss. — Leurs caractères anatomiques étant ceux que nous venons de décrire pour la forme précédente, nous nous bornerons à étudier la constitution de leur appareil sécréteur.

Une première forme, caractérisée seulement au point de vue morphologique par des feuilles ondulées sur leurs bords, offre, dans son rameau de 5 millimètres de diamètre (fig. 31) : dans l'écorce trois rangs de canaux sécréteurs *s* qui ne dépassent guère, en profondeur, la région moyenne, mais dont le diamètre est généralement beaucoup plus large que dans le cas précédent. L'appareil sécréteur primaire comprend, en outre, dans la moelle plus étroite et sclérifiée des canaux médullaires, larges aussi, au nombre de 16 à 20, dont deux médians, les autres périphériques.

Enfin la couche libérienne, dont la largeur égale la moitié de celle de l'anneau ligneux, est elle-même abondamment pourvue d'organes de sécrétion : les uns différenciés dans le liber primaire, les autres dans le liber secondaire. Ce sont des canaux à grand diamètre, au nombre de 34 au total, rapprochés les uns des autres en plusieurs points et anastomosés tangentiellement.

Une seconde forme, se distinguant morphologiquement par la brièveté de son pétiole, montre également dans son rameau

de 4 millimètres : des canaux sécréteurs corticaux larges, nombreux, s'étendant cette fois jusque dans la zone profonde de l'écorce. Dans la moelle, sclérifiée comme dans l'autre forme, mais dont les dimensions sont en même temps plus réduites, on n'observe plus que 10 canaux, de grand diamètre pourtant et répartis dans toute la masse médullaire. Enfin, dans la couche

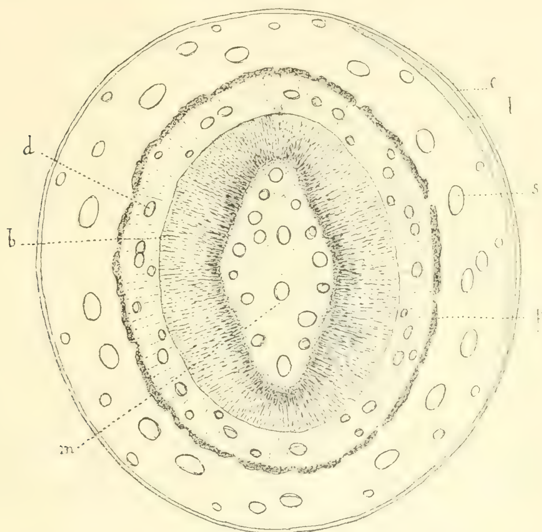


Fig. 31. — Coupe transversale schématique d'un rameau d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme du gneiss). — *e*, épiderme; *l*, périderme; *s*, canal sécréteur cortical; *p*, péricycle scléreux ; *d*, liber primaire et secondaire, et canaux sécréteurs libériens; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée et canaux médullaires.

libérienne, large, sont de nombreux canaux sécréteurs, sur trois rangs : les uns dans le liber primaire, les autres dans le liber secondaire, tous très rapprochés, et anastomosés fréquemment dans le tangentiel. De plus, beaucoup de cellules de l'écorce et d'éléments du liber renferment un contenu jaune brun, de nature résineuse ; de telle sorte qu'à la sécrétion localisée aux niveaux des organes spécialisés, dans les canaux sécréteurs proprement dits, il s'ajoute, dans cette forme, une sécrétion diffuse.

Les gros cristaux maclés d'oxalate de calcium abondent dans

les régions corticale et médullaire de la première forme et dans l'écorce de la seconde ; le sclérenchyme médullaire n'en présente pas.

Ces *Ochrocarpus* du gneiss possèdent donc, en ce qui concerne la tige, un développement très remarquable de l'appareil sécréteur, dans toutes les régions anatomiques où l'on peut s'attendre à le rencontrer.

Les caractères de l'appareil sécréteur de leur feuille sont en corrélation avec ceux de la tige. Au niveau de la nervure médiane de la seconde forme, on constate, dans la méristèle (fig. 32) : de 8 à 10 canaux sécréteurs libériens *ds* en différents points de l'arc libéroligneux normal ; l'arc *a* qui lui est superposé en est dépourvu. En outre, dans le conjonctif médullaire, on observe trois ou quatre grands canaux sécréteurs, les plus larges étant médians *ms*. Dans la région corticale, à petite palissade supérieure, de 18 à 20 grands canaux sont répartis, les uns, au nombre de quatre, à la partie supérieure, et les autres *s* disséminés dans la partie inférieure.

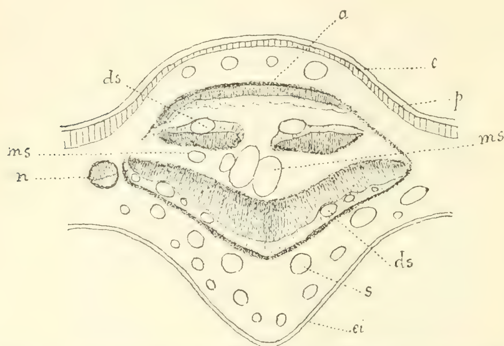


Fig. 32. — Coupe transversale schématique de la nervure médiane de la feuille d'*Ochrocarpus angustifolius* (forme du gneiss). — *e*, épiderme supérieur; *ei*, épiderme inférieur; *p*, tissu palissadique; *a*, arc libéroligneux superposé à l'arc normal; *ds*, canaux sécréteurs du liber de l'arc libéroligneux normal ; *ms*, canaux sécréteurs médullaires de la méristèle; *s*, canaux sécréteurs corticaux; *n*, nervure.

Le limbe offre les caractères connus : lames fibreuses bien développées rattachant les nervures aux deux épidermes, et, dans les mailles de ce réseau sclérеux, de grandes poches sécrétrices arrondies, occupant le centre du mésophylle bifacial.

Et ceci nous amène à rechercher quel est le mode de formation

de ces poches sécrétrices de la feuille, qui, dans ces formes du gneiss de l'*Ochrocarpus angustifolius*, sont très volumineuses, remplies d'un contenu résineux jaunâtre ; ce qui explique que les « points pellucides » soient si visibles.

Dans la feuille des *Ochrocarpus*, comme dans celle de toutes les autres Clusiacées dont il a été question jusqu'ici, les organes sécréteurs sont disposés sur deux rangs occupant le mésophylle supérieur et inférieur, de part et d'autre du plan horizontal moyen contenant les nervures. Mais, dans les deux espèces précédentes du moins (*O. eugenioides* et *O. angustifolius*), les canaux sécréteurs qui se sont engagés dans le limbe ont été fragmentés, émiettés par l'interposition sur leur parcours des cloisons fibreuses développées au niveau des nervures. Dans les mailles du réseau formé par celles-ci, on trouve encore parfois les deux fragments superposés mais isolés, de ces canaux, devenus poches sécrétrices. Mais ailleurs, comme dans la feuille d'*O. eugenioides* (fig. 29) nous assistons à la fusion des deux poches en une seule située dans la région moyenne du mésophylle. Et cette observation nous amène à conclure que toutes les grandes poches sécrétrices, sphériques ou elliptiques, qui occupent le mésophylle, au centre des mailles du réseau des nervures de la feuille des *Ochrocarpus*, résultent de la fusion de deux poches sécrétrices primitives superposées ; celles-ci proviennent elles-mêmes de la division en fragments des canaux sécréteurs qui s'engagent dans le limbe, par suite de l'existence dans ce limbe des cloisons fibreuses décrites.

Nous devons d'ailleurs faire remarquer que ces faits confirment la manière de voir de M. Van Tieghem (1) qui, dès 1885, étudiant les poches oléifères de la feuille de bon nombre de plantes, des Hypéricacées, de certaines Composées, telles que les *Tagetes*, et des *Mammea*, parmi les Clusiacées, les considérait comme résultant « d'une transformation locale des canaux sécréteurs interrompus et émiettés ».

Ochrocarpus sanguineus Jum. et Perr.

Cette plante avait poussé sur un terrain basaltique, dans les bois du Manongarivo, à 1600 mètres d'altitude. Sa tige offre.

(1) Ph. Van Tieghem. *Second Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes*, p. 50.

à peu de chose près, les mêmes caractères que celle des formes du gneiss de l'*O. angustifolius*, avec localisation très nette des canaux sécréteurs dans le liber primaire ; ce qui en fait un *Ochrocarpus* caractéristique, à cet égard, et une forme dont tout l'appareil sécréteur est très développé, ce qui est dû sans aucun doute à l'influence favorable du basalte sur sa végétation.

Cependant la structure de sa feuille est, en partie, différente de celle des autres espèces. Les caractères de la nervure médiane sont ceux rencontrés dans celles-ci. La méristèle centrale, entourée d'une gaine péricyclique fibreuse subcontinue, comprend deux arcs libéroligneux superposés ; six canaux sécréteurs sont situés dans le liber des deux arcs ; et cinq larges canaux se distinguent dans le parenchyme médullaire, en différents points à l'intérieur de la méristèle. La région corticale, différenciée en tissu palissadique sous l'épiderme supérieur, et sclérenchymateuse sous l'épiderme inférieur, contient 15 canaux sécréteurs disséminés dans sa partie supérieure et dans son parenchyme inférieur ; quelques-uns sont même situés dans la couche de sclérenchyme sous-épidermique.

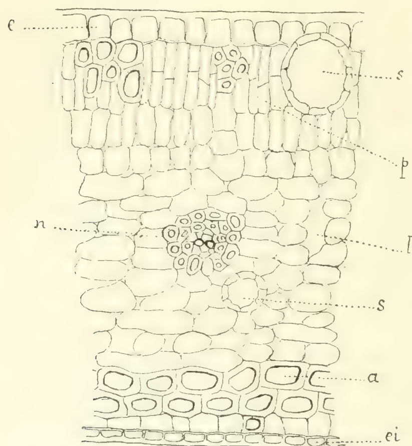


Fig. 33. — Coupe transversale du limbe de la feuille d'*Ochrocarpus sanguineus*. — *e*, épiderme supérieur ; *ei*, épiderme inférieur ; *p*, couche palissadique avec des groupes de fibres longitudinales sectionnées transversalement ; *l*, parenchyme lacuneux ; *n*, nervure ; *ss*, canaux sécréteurs ; *a*, couche de sclérenchyme du mésophylle inférieur.

Mais la constitution du limbe diffère de celle décrite pour les autres formes. Les nervures de divers ordres (fig. 33) sont plongées, « immergées » dans le mésophylle, et entourées d'une épaisse gaine scléreuse *n*, mais sans connexion avec les épidermes. Le mésophylle est bifacial. Le tissu palissadique *p*

comprend deux assises : la palissade supérieure est formée de cellules quatre fois plus hautes que larges, souvent cloisonnées transversalement, et l'assise sous-jacente d'éléments seulement deux ou trois fois plus hauts que larges. Ce parenchyme palissadique est parcouru par des fibres nombreuses. Les unes sont longitudinales, en couche continue de trois ou quatre rangées doublant pour ainsi dire l'épiderme, au niveau de la nervure médiane; et en petits faisceaux de trois à six éléments, le plus souvent espacés, dans toute la couche palissadique du limbe, mais toujours étroitement appliqués contre la face interne de l'épiderme (fig. 33), dans le tissu palissadique *p*, et sous l'épiderme *e*. Mais, en outre, on voit des paquets fibreux se détacher des groupes précédents et parcourir transversalement le tissu en palissade. En somme la couche palissadique est traversée par tout un réseau de ce tissu fibreux, mécanique, qui reste toutefois absolument indépendant des nervures.

Le parenchyme lacuneux *l* est formé de cellules arrondies ou allongées horizontalement, laissant entre elles des lacunes appréciables surtout dans la partie moyenne du mésophylle. Il se termine sous l'épiderme inférieur par une couche sclérenchymateuse subcontinue formée de deux ou trois rangées *a* de cellules à parois épaisses, lignifiées. Cependant ce sclérenchyme est généralement séparé de l'épiderme inférieur par une assise parenchymateuse dont quelques éléments seulement se sont lignifiés (fig. 33).

On trouve ici, non plus des poches sécrétrices, mais des canaux sécréteurs *ss* disséminés dans tout le mésophylle ; les uns dans le tissu palissadique immédiatement sous l'épiderme supérieur dans lequel ils pénètrent même un peu, d'autres superposés aux nervures ou placés sur l'une de leurs faces latérales et les accompagnant dans leur parcours ; les autres enfin dans le mésophylle inférieur, contre la couche sclérenchymateuse.

En résumé, la localisation de l'appareil sécréteur dans le liber primaire d'abord et, plus tard, dans toute la couche libérienne secondaire, est certainement un caractère important de la tige des *Ochrocarpus*. Cette différenciation si précoce des organes de sécrétion dans la zone libérienne parait être une conséquence

de leur très faible développement, en général, dans l'écorce primaire. Mais il semble aussi que c'est là un caractère générique qui n'est pas fixé héréditairement, car il n'est pas absolument constant ; et nous venons de voir, dans l'*O. angustifolius* des terrains sédimentaires, que l'influence de certaines conditions de milieu, de sol, en ralentissant l'activité de la sécrétion résineuse, peut amener la disparition des organes sécréteurs du liber primaire de la tige et, par suite, de la feuille.

La structure de la feuille offre aussi, outre les canaux libériens de l'arc libéroligneux de la nervure médiane, des caractères importants dans le limbe : lames fibreuses rattachant les nervures aux épidermes ; et larges poches sécrétrices situées au centre du mésophylle qui occupe les mailles du réseau scléreux formé par ces cloisons fibreuses. Mais la feuille de l'*O. sanguineus* ne présente pas ces derniers caractères, qui ne sont point non plus constants.

Pour la détermination anatomique des *Ochrocarpus*, il importe donc de tenir compte de l'ensemble des caractères, donnés à la fois par la tige et la feuille. Malgré leurs variations, ils conduisent, avec certitude, à la diagnose du genre.

Rappelons pourtant que ces caractères des *Ochrocarpus* sont aussi ceux du genre américain *Mammea*, dont il n'existe qu'une seule espèce, le *Mammea americanna* L. La seule indication d'origine suffirait à éviter toute confusion.

Genre CALOPHYLLUM

Dans ce genre, nous n'avons à citer qu'une seule espèce : *Calophyllum recedens* Jum. et Perr., avec deux formes provenant : l'une des gneiss du Haut-Bemarivo ; l'autre, du calcaire jurassique de Morataitra.

Ces deux formes présentent très peu de différences de structure, tant dans leur tige que dans leur feuille. Nous les étudierons comparativement, en nous bornant à signaler les quelques dissemblances constatées, notamment au point de vue des variations de l'appareil sécréteur.

Tige. — L'épiderme est formé de cellules petites, à cuticule épaisse. Le périderme avec quatre rangées d'éléments subéreux

prend naissance, dans la forme du calcaire, au-dessous de l'épiderme. L'écorce parenchymateuse étroite, parsemée de cellules sclérеuses, isolées ou par petits groupes, n'offre pas de collenchyme extérieur; elle contient deux ou trois rangées de canaux sécréteurs, les plus larges formant la rangée interne. Le péricycle fibreux n'est bien différencié que dans la forme du gneiss. On le voit alors constitué par de petites fibres polygonales groupées en îlots et surmontant les bandes de tissu criblé, que séparent les rayons secondaires; entre eux, sont des éléments minces étirés tangentiellement, avec quelques cloisons radiales; mais ces éléments intermédiaires n'offrent aucune lignification. Cette disposition rappelle celle du péricycle des *Garcinia*.

La couche libérienne sous-jacente a, à peu près, l'épaisseur de l'anneau ligneux. On y observe un cercle de canaux sécréteurs différenciés dans la partie moyenne du liber secondaire; il sont au nombre de 34, assez régulièrement espacés, dans la forme du gneiss, et de 21 dans la forme du calcaire. Les deux rameaux examinés et comparés ont environ 4 millimètres de diamètre. Il est à noter que le parenchyme libérien secondaire se compose d'éléments à parois minces, mais un peu lignifiées, dans les deux formes. Le bois, fibreux, renferme de nombreux et larges vaisseaux en files radiales. La moelle, de forme losangique, plus large dans la forme du gneiss, est sclérifiée partout et contient à peu près le même nombre de canaux sécréteurs, c'est-à-dire de 15 à 18. Ces canaux ont leur assise de bordure doublée extérieurement d'une rangée de cellules cloisonnées tangentiellement.

Feuille. — Le pétiole de la forme du gneiss montre, dans sa partie centrale, un arc libéroligneux, dépourvu de fibres extérieures lignifiées. Cet arc, ouvert en V du côté de la gouttière supérieure, est entouré d'une rangée de larges canaux sécréteurs. D'autres canaux, de diamètre moindre, sont, en outre, répartis dans tout le parenchyme du pétiole, dont la couche sous-épidermique est collenchymateuse.

La structure est à peu près la même pour la forme du calcaire, sauf que le pétiole est plus aplati et que les canaux sécréteurs sont moins nombreux; au lieu de 12 canaux sécréteurs entourant l'arc libéroligneux, comme dans la forme précédente, on n'en

compte que 7. De plus, les fibres péricycliques, en dehors de l'arc libéroligneux, sont lignifiées.

Dans la nervure médiane, on retrouve à peu de choses près la structure du pétiole ; l'arc libéroligneux de la méristèle, protégé extérieurement par un péricycle fibreux, représente un V ouvert en haut et dont les extrémités sont reliées à l'épiderme supérieur par deux bandes sclérifiées. Les canaux sécréteurs, qu'on voit autour de l'arc libéroligneux et dont l'origine est à la fois médullaire et corticale, sont moins nombreux que dans le pétiole.

De l'arc libéroligneux de la nervure médiane se détachent, en direction presque perpendiculaire, des nervures secondaires qui se rendent dans le limbe. Ces nervures secondaires (fig. 34, *n*) sont, ainsi que l'a fait remarquer Vesque, rattachées aux épidermes supérieur et inférieur par des lames fibreuses épaisses *f*. Dans les espaces intermédiaires se trouve le mésophylle, parcouru en son milieu par un large canal sécréteur. Ce mésophylle est bifacial ; le tissu palissadique *p*, qui s'étend sur la moitié de son épaisseur, comprend deux assises de cellules parenchymateuses, de trois à quatre fois plus hautes que larges. Le tissu lacuneux *l* se compose de grandes cellules rameuses limitant de larges lacunes.

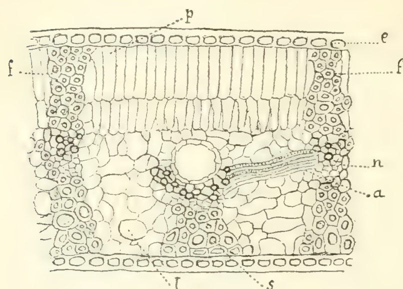


Fig. 34. — Coupe tronsversale du limbe de la feuille de *Calophyllum recedens*, faite perpendiculairement aux nervures secondaires. — *e*, épiderme supérieur; *p*, couche palissadique; *f*, cloisons fibreuses; *n*, nervures secondaires; *s*, ensemble formé par le canal sécréteur, la nervure intermédiaire qu'il surmonte et le faisceau fibreux sous-jacent ; *a*, fascicule reliant la nervure secondaire à la nervure intermédiaire ; *l*, tissu lacuneux.

En ce qui concerne les canaux sécréteurs, J. Vesque les aurait vus (1) accompagnés de « réservoirs vasiformes » qu'il décrit ainsi : « Ce sont des trachéides spiralées, arrangées ordinai-

(1) *Monographie des Guttifères*, p. 534.

rement en croissant au-dessous des glandes canaliformes situées parallèlement entre les nervures secondaires et se mettant en relation avec les faisceaux ligneux des nervures par de courts fascicules (veines) ligneux. » Les faits observés par nous dans le *C. recedens* ne sont pas conformes à cette description.

Voici ce que montrent les coupes faites les unes parallèlement et les autres perpendiculairement aux nervures secondaires (fig. 34). Les canaux sécréteurs, situés au milieu des espaces limités par ces nervures secondaires, ont un trajet parallèle à leur direction. Chacun de ces canaux est superposé à une nervure parallèle aux nervures secondaires: nous l'appellerons nervure intermédiaire. Cette nervure intermédiaire comprend un faisceau libéroligneux dont le bois est normalement orienté vers la face supérieure, et le liber vers la face inférieure du limbe. Mais son liber est très réduit relativement au bois qui se compose de plusieurs vaisseaux spiralés et annelés. Le canal sécréteur en s'appliquant contre cette face ligneuse s'y est creusé une sorte de gouttière, en refoulant sur ses côtés les vaisseaux. Ces nervures intermédiaires sous-jacentes aux canaux sont rattachées à l'épiderme inférieur par de petits massifs fibreux *s*; de plus, elles sont reliées aux faisceaux secondaires voisins par de courts fascicules (fig. 34, *a*), comme le dit Vesque, mais où l'on distingue les éléments libériens et ligneux, qui se mettent en relation avec les éléments correspondants des faisceaux des nervures secondaires et intermédiaires. Enfin, parfois on voit passer au-dessus des canaux, mais, s'appliquant contre leur face supérieure, des fascicules plus longs, mettant alors en relation directement deux nervures secondaires voisines *n*. De telle sorte que chaque canal sécréteur, superposé à une nervure intermédiaire parallèle aux nervures secondaires, est entouré de tout un réseau de veinules ou fascicules transversaux.

J. Vesque ne paraît pas avoir vu cette disposition, telle que nous venons de l'exposer. Il nous semble même probable que ce sont les vaisseaux des nervures intermédiaires sous-jacentes aux canaux qu'il a pris pour des éléments particuliers nommés par lui « réservoirs vasiformes ». En réalité, nous n'avons rien observé, dans notre *Calophyllum*, qui puisse être assimilé à

ces « réservoirs vasiformes » que Vesque a lui-même définis (1) comme des « éléments qui ne sont que des vaisseaux énormément élargis, occupant par groupes les extrémités libres des faisceaux dans le limbe de la feuille; qui sont ponctués comme les vaisseaux, et dont les parois restent en général assez minces, quoiqu'elles soient lignifiées ». Ces éléments, que Vesque a rencontrés et figurés dans les Capparidées, qu'on trouverait chez quelques Clusiacées, etc., sont d'ailleurs considérés par M. Van Tieghem comme indépendants des faisceaux et différenciés aux dépens des cellules du mésophylle ; ils ont été réunis par lui sous le nom de *tissu d'irrigation* (2).

Mais rien de semblable ne se voit dans la feuille de *C. recedens*.

En résumé, au point de vue de l'appareil sécréteur, les deux formes du gneiss et du calcaire jurassique de notre *Calophyllum* n'offrent que de faibles différences : c'est à peine si l'on note un nombre un peu plus grand de canaux sécréteurs dans les diverses régions anatomiques du rameau et de la feuille de la première forme. Toutefois ces dissemblances ne sont pas aussi nettes et aussi accentuées que dans certaines espèces des autres genres. Il faut en conclure que les *Calophyllum* sont sans doute moins sensibles à l'action du terrain, et que, sur des sols différents, l'activité de leur sécrétion résineuse ne manifeste que de faibles variations.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES (3)

Nous avons exposé, dès le début de ce travail, les considérations qui nous ont amené à attribuer à l'action du terrain la principale cause des variations observées dans l'appareil sécréteur de nos Clusiacées.

Les descriptions qui précèdent constituent la démonstration, par les faits, de cette manière de voir.

(1) J. Vesque. *L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée* (Ann. sc. nat., 6e série, t. XIII, 1882, p. 5).

(2) Ph. Van Tieghem. *Éléments de Botanique*, 1898, t. I.

(3) Les principaux résultats de ces recherches ont été résumés dans une Note : Jacob de Cordemoy. *Influence du terrain sur les variations de l'appareil sécréteur des Clusiacées* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, t. CL, 1910, p. 1535.

Les variations de l'appareil sécréteur se définissent, avons-nous dit, d'une part par l'augmentation ou la réduction du nombre des organes de sécrétion, et, d'autre part, par les modifications de leurs dimensions relatives.

Mais si les variations numériques sont toujours aisément appréciables, celles concernant les dimensions, le diamètre des organes, sont parfois moins apparentes. On les constate pourtant avec la plus grande netteté chez certaines espèces, notamment dans les deux formes de l'*Ochrocarpus angustifolius* (fig. 30 et 31) où l'on voit les différences si remarquables que nous avons exposées porter à la fois sur le nombre et le diamètre des canaux sécréteurs contenus dans les diverses régions anatomiques.

Ainsi se trouve précisé ce que nous entendons par développement ou réduction de l'appareil sécréteur de nos plantes.

Ceci posé, on a vu que, dans les diverses espèces étudiées, toutes les formes provenant des terrains primitifs, schistes cristallins et surtout gneiss, manifestent un grand développement de l'appareil sécréteur. Les basaltes paraissent avoir une action analogue (*Ochrocarpus sanguineus*).

Cet appareil sécréteur comprend, pour la tige : d'abord l'appareil d'origine primaire, formé des canaux sécréteurs situés dans l'écorce, la moelle, ou le liber primaire (*Ochrocarpus*) ; ensuite l'appareil d'origine secondaire, constitué par les canaux sécréteurs différenciés dans le liber secondaire.

Or, en premier lieu, deux cas sont à distinguer.

Le *Garcinia verrucosa* et le *Tsimatimia Pervillei* sont deux exemples bien nets d'un premier cas. Dans ces deux espèces, les formes du gneiss (fig. 3 et 20) possèdent un appareil sécréteur très développé ; et ce développement se manifeste déjà parmi les canaux corticaux et médullaires, d'origine primaire, qui sont nombreux et à large diamètre ; puis, un peu plus tard, mais d'une manière plus ou moins précoce, se différencient, en nombre d'ailleurs variable, des canaux sécréteurs dans le liber secondaire.

La forme de *Ts. Pervillei* des schistes cristallins réalise le même type, mais son appareil libérien est plus tardif.

Un second cas est fourni par le *Ts. pedicellata* (fig. 22). L'appareil sécréteur primaire est relativement [illegible] ; mais, par

contre, les canaux sécréteurs du liber secondaire sont particulièrement développés. C'est là une modalité différente d'un même phénomène, qui est le développement de l'appareil de sécrétion sous l'influence des terrains primitifs.

A ce cas se rattachent les *Symphonia* dont les organes sécréteurs libériens secondaires sont aussi toujours très nombreux.

Les *Ochrocarpus*, sur les terrains primitifs et aussi sur le bataste, développent à la fois toutes les parties de leur appareil sécréteur primaire qui est localisé dans l'écorce, la moelle et le liber primaire, et aussi leurs canaux du liber secondaire.

Les caractères de la feuille sont partout en corrélation avec ceux de la tige.

En second lieu, toutes les formes provenant des terrains sédimentaires, et surtout des grès et des calcaires, manifestent une réduction de tout leur appareil de sécrétion. Les canaux de l'écorce persistent néanmoins toujours. Ceux de la moelle disparaissent fréquemment (*Rheedia*, *Symphonia*, *Tsimatimia*). Les organes libériens se forment en général tardivement. Ils peuvent faire défaut dans le liber primaire des *Ochrocarpus*, ce qui entraîne la suppression d'un des caractères anatomiques de ce genre.

Des modifications corrélatives se trouvent dans la feuille.

Remarquons que la réduction ou la disparition de l'appareil sécréteur médullaire s'observent dans toutes les formes des localités sèches. Mais si le sol de ces localités est constitué par des roches sédimentaires, les organes libériens n'ont aucune tendance à se développer par compensation. Si, au contraire, les plantes poussent sur terrains primitifs, le gneiss, par exemple, mais dans des stations sèches, leur appareil sécréteur primaire se réduit : mais, par compensation, de nombreux organes de sécrétion se différencient dans la région libérienne (*Tsimatimia pedicellata*, *Symphonia*).

L'altitude paraît diminuer, au moins dans une certaine mesure, l'activité de la sécrétion résineuse (*Symphonia clusioides*, *Ochrocarpus eugenioides*).

La disposition particulière de l'appareil de sécrétion dans les divers genres de Clusiacées ne semble donc pas fixée héréditairement. Elle est sans doute constante et, par suite, carac-

téristique pour les différents genres, lorsque les conditions du milieu sont les mêmes pour ces plantes. Mais elle peut varier considérablement si ces conditions de milieu sont elles-mêmes variables, spécialement sous l'influence de la nature et de la composition du terrain.

Il convient en conséquence de n'attribuer qu'une importance très relative aux caractères tirés de la structure de l'appareil sécréteur des Clusiacées, si on veut les appliquer à la classification des plantes de cette famille.

OBSERVATIONS
SUR QUELQUES VÉGÉTAUX FOSSILES
DE L'AUTUNOIS

Par Fernand PELOURDE

Dans le présent travail, je me propose de décrire les restes de quelques plantes fossiles rares et particulièrement intéressantes que j'ai rencontrés dans des silex recueillis aux environs d'Autun.

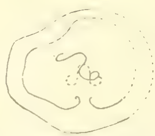


Fig. 1. — Coupe transversale d'un *Stipitopteris*, montrant un faisceau externe ouvert sur sa face ventrale, et un faisceau interne déplacé par rapport à sa position primitive, que j'ai indiquée en pointillé. La portion du faisceau externe et celle du contour du pétiole, représentées également en pointillé ont été détruites avant la fossilisation.

Dans cette figure, comme dans les figures 2, 3, 4, 8, 9, c'est la face ventrale (ou supérieure) du pétiole qui est tournée vers l'observateur.

Stipitopteris sp. — L'un de ces silex, dont je ne puis préciser la provenance et par conséquent l'âge géologique exact, a été poli sur ses deux faces, distantes d'environ trois ou quatre millimètres ; mais, à cause d'un certain nombre de cassures qui l'ont fortement endommagé, il a été impossible de le réduire en plaque mince pour l'étude microscopique. Un examen à la loupe m'a néanmoins permis d'y reconnaître un fragment de pétiole (fig. 1) dont les tissus paraissent généralement mal conservés. L'appareil conducteur de ce pétiole est constitué principalement par un faisceau périphérique, ouvert à sa partie supérieure, et dont les extrémités, très proches l'une de l'autre, sont recourbées en crochets du côté interne ; il existe en outre, en dedans de cette bande libéro-ligneuse, un deuxième faisceau, en forme de V.

dont les branches sont recourbées assez fortement du côté externe. Le premier faisceau a été déformé, et même détruit à certains endroits, ainsi que le contour du pétiole, par suite des pressions subies par ce dernier avant la silicification (cf. fig. 1, à droite). Quant au second, l'écorce interne ayant disparu avant la fossilisation, il a été assez fortement déplacé et rendu oblique par rapport à sa position primitive, qui devait être telle que je l'ai indiqué en pointillé sur la figure 1 ; aussi, sa section est-elle anormale et dépourvue de plan de symétrie.

L'organe ainsi constitué rappelle tout à fait un pétiole silicifié de l'Autunois que M. Grand'Eury a signalé sous le nom générique de *Stipitopteris* (1). Il diffère des autres espèces du même genre qui possèdent deux faisceaux en ce que *son faisceau extérieur n'est pas fermé à sa partie supérieure*. On sait en effet que certains *Stipitopteris* présentent, sur les coupes transversales, un faisceau unique en forme d'arc, à bords recourbés plus ou moins longuement en crochets vers l'intérieur [*St. Renaulti* Zeiller (2), et *St. reflexa* Zeiller (3)] ; tandis que d'autres possèdent un faisceau périphérique annulaire *fermé*, et un faisceau interne de forme variable (*St. peltigeriformis* Zeiller (4)). Or, ces deux types de structure, qui se retrouvent aussi dans les cicatrices foliaires des *Caulopteris*, ainsi que dans les feuilles des *Marattiacées* vivantes, se transformaient l'un dans l'autre un certain nombre de fois dans l'étendue de chaque fronde : pour cela, le faisceau initial unique en forme d'arc fusionnait latéralement ses bords libres en un point situé sur son plan de symétrie ; quant à ses extrémités ultimes, elles se détachaient du contour externe ainsi formé et se réunissaient l'une à l'autre ; à d'autres niveaux, au contraire, le phénomène inverse se produisait, c'est-à-dire que le faisceau annulaire externe s'incurvait, du côté supérieur, en face du faisceau interne, qui arrivait à se fusionner avec lui, en son milieu ; après quoi un sectionnement de l'ensemble ainsi formé, dans le sens du plan de symétrie, et un écartement des bords

(1) Grand'Eury, *Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France*, Mém. sav. étr. Ac. sc., 1877, p. 80, et pl. 13, fig. 2.

(2) Zeiller, *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, p. 278-279, et pl. 20, fig. 5.

(3) *Ibid.*, p. 279-280, et pl. 20, fig. 7.

(4) *Ibid.*, p. 280-281, et pl. 20, fig. 6.

du faisceau unique reconstitué redonnaient à l'ensemble une forme d'arc (1).

Mais, si l'on considère, par exemple, la figure que M. Zeiller a donnée pour le faisceau du *St. Renaulti*, on conçoit très bien que les extrémités libres d'un semblable faisceau puissent, dans certains cas, se détacher du reste et se fusionner l'une avec l'autre, sans que le faisceau externe restant se ferme aussitôt : on aurait ainsi, en coupe transversale, un aspect semblable à celui de la figure 1.

En somme, dans le cas que je suis en train d'examiner, on a affaire à un phénomène inverse de celui qui s'observe chez le *Caulopteris aliena*, par exemple : dans les cicatrices foliaires de ce dernier, en effet, en dedans du faisceau externe fermé, les deux extrémités du faisceau arqué initial ne sont pas réunies l'une à l'autre.

Quoi qu'il en soit, la portion de pétiole que je viens d'étudier est d'une assez grande taille, puisque son diamètre maximum mesure environ $2^{cm},5$; toutefois, ses dimensions sont plus faibles que celles des cicatrices foliaires de la plupart des *Caulopteris* ; il est donc probable que ce fragment correspond à un niveau pas très élevé, quoique sensiblement distant de la base de la fronde à laquelle il a appartenu.

J'ai eu l'occasion de rencontrer dans la collection Renault une préparation microscopique indiquée comme « pétiole de *Psaronius* », et qui renfermait la section transversale d'un organe constitué de la même façon que celui que je viens de décrire. Mais cet organe avait seulement 6 millimètres de diamètre environ ; il devait donc correspondre, dans la fronde de laquelle il a été détaché, à un niveau beaucoup plus élevé que celui de l'échantillon précédent.

Ses divers tissus sont assez mal conservés. A sa périphérie, on remarque un anneau de sclérenchyme, sans qu'il soit possible de dire si ce dernier était suivi, du côté externe, par une gaine parenchymateuse, comme c'est le cas dans les pétioles de *Myeloxylon*-

(1) Cf. notamment, au sujet de ces transformations : Zeiller, *Flore fossile du terrain houiller de Commentry*, p. 309-337 ; pl. 35-40 ; — et F. Pelourde, *Recherches sur la position systématique des plantes fossiles dont les tiges ont été appelées* Psaronius, Psaroniocaulon, Caulopteris, *in* Bull. soc. bot. France, 1908, p. 88-96, p. 112-117, et pl. 3, 4.

tiacées vivantes. L'écorce moyenne est détruite ; mais, autour du faisceau externe, on remarque quelques assises de cellules sclérifiées assez bien conservées, et, à l'intérieur dudit faisceau, la plupart des éléments corticaux sont détruits. Quant à l'appareil conducteur, il est aussi en grande partie très abîmé, et souvent son contour seul est indiqué ; une des extrémités du faisceau externe et une de celles du faisceau interne ont même disparu complètement.

En tout cas, il est très intéressant de retrouver la structure que je viens de décrire dans deux échantillons aussi différents comme dimensions; cela prouve qu'elle n'était pas l'effet d'un pur hasard, mais qu'elle se retrouvait, dans les mêmes frondes, à des niveaux très divers.

L'ouverture supérieure du faisceau externe des *Stipitopteris* semble ainsi avoir constitué un caractère constant dans certains cas ; peut-être les spécimens que je viens d'étudier représentent-ils une espèce de *Stipitopteris* qui devrait être distinguée des autres, du moins tant que l'on ignorera à quelles tiges et à quel feuillage on doit les rapporter.

Botryopteris antiqua Kidston. — Je vais m'occuper maintenant d'un autre silex dont la provenance est très précise, contrairement à celle des précédents ; il a été recueilli à Esnost, près d'Autun, et contient notamment les restes de divers organes se rapportant au *Botryopteris antiqua* (1).

Cette dernière espèce a été découverte récemment par M. Kidston (2) qui l'a rencontrée jusqu'ici seulement à Pettycur, près de Burntisland, en Écosse, c'est-à-dire dans des couches géologiques rapportées à la partie inférieure du *culm*.

Parmi les organes que j'ai observés dans l'échantillon d'Esnost, les pétioles sont de beaucoup les plus nombreux. Leurs coupes transversales ont des dimensions très différentes, suivant les niveaux auxquels elles correspondent, et aussi suivant les numéros d'ordre des divers rachis qui se trouvent sectionnés ; mais, comme dans les échantillons écossais, elles sont toujours très

(1) M. Kidston qui a bien voulu examiner une coupe mince prélevée dans l'échantillon en question, a confirmé pleinement ma détermination.

(2) *Trans. of the roy. Soc. of Edinburgh*, vol. XLVI, Part. II (n° 16), 1908, p. 361-364, avec une planche.

petites : le diamètre des plus grandes ne dépasse pas, en effet, deux millimètres. Comme l'a constaté M. Kidston, l'unique faisceau qu'elles possèdent est plus ou moins ovale, et sa face supérieure est facile à distinguer de sa face inférieure, à cause des petits éléments de protoxylème qui y sont répartis, d'une façon irrégulière (fig. 2).

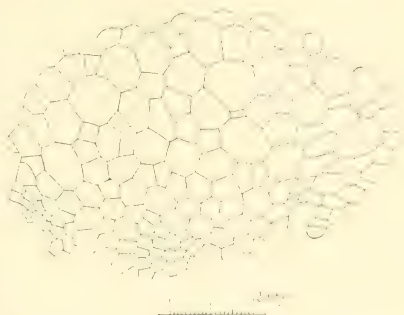


Fig. 2. — Faisceau ligneux d'un pétiole de *Botryopteris antiqua* (coupe transversale).

Quelques-uns des faisceaux pétiolaires que j'ai observés étaient en train de se diviser. C'est ainsi que l'on peut remarquer sur la figure 3, à gauche du faisceau principal, un faisceau secondaire; ce dernier, qui est encore inclus dans le cylindre central du pétiole, est sur le point de s'en séparer, comme le montrent la protubérance et l'étranglement que j'ai indiqués dans mon dessin. Il n'y a pas là dichotomie, contrairement à ce que M. Kidston a observé quelquefois (1), mais formation d'un rachis secondaire plus petit que le rachis sur lequel il s'insère (2). Ces appendices ainsi formés sont évidemment alternes, puisqu'on n'en voit qu'un seul sur une même coupe.

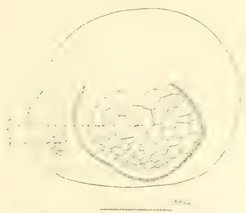


Fig. 3. — Coupe transversale d'un faisceau pétiolaire de *Botryopteris antiqua*, montrant, autour de la partie ligneuse B, des débris de tissus dont j'ai indiqué la position et l'épaisseur à l'aide de hachures. — En *b*, on remarque la masse ligneuse d'un faisceau secondaire qui est en train de se détacher du faisceau principal.

D'autres fois, j'ai remarqué, d'un côté du rachis, la ramification elle-même (fig. 4), coupée en long ou très obliquement, et constituée par des tissus assez mal conservés, parmi lesquels on observe la trace d'un faisceau sectionné plus

(1) *Loc. cit.*, p. 363, et fig. 11, 12.
(2) Cf. Kidston, *loc. cit.*, p. 363, et fig. 9, 10.

ou moins obliquement; il semble bien, malgré la mauvaise conservation de ces tissus, que l'on ait affaire là à un rachis et non à une pinnule.

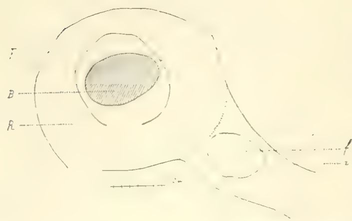


Fig. 4. — Coupe transversale d'un rachis principal de *Botryopteris antiqua* (R), rencontrant une ramification de ce rachis, *r*. — F. faisceau du rachis principal ; B, partie ligneuse dudit faisceau ; *f*, faisceau du rachis secondaire.

Le contour du rachis principal, dont une partie des tissus a été détruite, face dorsale, est indiquée, tantôt en pointillé, tantôt en trait plein.

Dans la plupart des coupes que j'ai pu examiner, il ne reste du cylindre central que le faisceau ligneux ; quelquefois pourtant les autres tissus sont aussi conservés, plus ou moins complètement : dans un cas notamment, j'ai constaté qu'il n'y avait aucune solution de continuité, du côté inférieur, entre le bois du faisceau et l'écorce ; j'ai même remarqué, dans cet intervalle, une assise de cellules beaucoup plus grandes que les autres, rappelant celles que l'on observe à la même place chez les Fougères vivantes.

Outre les nombreux restes de rachis que je viens de signaler, j'ai rencontré, dans l'échantillon d'Esnost, deux fragments de tiges se rapportant aussi au *Bot. antiqua*; les tiges sont donc ici bien moins nombreuses que les pétioles, comme dans les spécimens écossais. L'un de ces fragments a été coupé très obliquement, tandis que l'autre l'a été à peu près normalement. L'écorce de ce dernier est très mal conservée, mais son faisceau ligneux est très net (fig. 5), avec sa forme cylindrique et sa petite taille (environ 3/4 de millimètre de diamètre). Ce faisceau montre en une région de sa surface un commencement de ramification, avec quelques vaisseaux rencontrés par



Fig. 5. — Faisceau ligneux d'une tige de *Botryopteris antiqua* : coupe transversale, montrant en *r* l'origine d'un appendice. J'ai indiqué par des hachures plusieurs amas jaunâtres constitués par des débris de tissus analogues à ceux que j'ai représentés dans la figure 3.

la coupe suivant leur longueur. J'ignore quelle est la nature de cet appendice, mais, en raison de son faible diamètre, ce pourrait bien être un commencement de racine.

Dans le même silex, j'ai encore constaté la présence d'un certain nombre de racines de *Bot. antiqua*. Dans quelques-unes de celles-ci, la limite extérieure de l'écorce et celle du cylindre central sont nettement indiquées; dans d'autres, l'écorce a complètement disparu. En tout cas, les tissus autres que le bois sont toujours plus ou moins abîmés ou détruits. Le faisceau ligneux a la forme d'une bande diamétrale bicentre, comme chez l'immense majorité des vraies Fougères (1).

Certains petits organes diffèrent des précédents en ce qu'ils possèdent seulement quelques vaisseaux groupés aux deux extrémités d'un même diamètre, et constituant sans doute l'origine d'un faisceau ligneux bipolaire.



Fig. 6. — Coupe transversale d'un sporange qui rappelle par sa constitution ceux des *Osmondacées*. Les 13 grandes cellules figurées avec un double contour représentent la trace d'une plaque servant à déterminer la déhiscence.

Je signalerai enfin, toujours dans le même échantillon, un certain nombre de sporanges très curieux, qui semblent se rapporter tous au même type. La plupart d'entre eux sont coupés transversalement; leur paroi semble formée par une seule assise de cellules, et une portion de leur contour est constituée par des éléments beaucoup plus grands que les autres. Le nombre de ces éléments est très différent, suivant les sporanges considérés : c'est ainsi que l'un de ceux-ci m'en a montré seulement 4, tandis qu'un autre en avait 13 (fig. 6). En outre, si l'on abaisse plus ou moins l'objectif du microscope, on observe parfois, sur une même coupe, plusieurs assises de grandes cellules super-

(1) Je rappellerai en passant que, dans une note récente (*C. R.* [illegible] 1910, p. 1023), MM. C. Eg. Bertrand et Cornaille rapportent [illegible] *Botryopteris antiqua*, modifiés par « l'émission d'un lobe latéral [illegible] les organes silicifiés d'Esnost, dont l'appareil conducteur réduit « a été confondu parfois avec le faisceau bipolaire courbé de certaines racines ».

posées. Il est donc infiniment probable que ces dernières constituaient dans chaque sporange une plaque latérale, elliptique ou arrondie, différenciée en vue de la déhiscence, et analogue à celle qui existe chez les *Osmondacées*.

Deux des sporanges que j'ai rencontrés étaient encore en place (fig. 7) ; mais l'organe auquel ils adhéraient a été trop mal conservé pour que l'on puisse dire si c'est un limbe ou un fragment de rachis. Quoi qu'il en soit, ces sporanges sont vus de profil, dans ma préparation, et l'un d'eux, mieux conservé que l'autre, montre très nettement un court pédicelle qui s'applique sur la portion de fronde sous-jacente. Dans sa région supérieure, sa paroi montre chaque côté une cellule qui est beaucoup plus grande que les autres, et qui, comme on le constate en faisant descendre l'objectif, est continuée par d'autres, sur la face du sporange opposée à celle qui est tournée vers l'observateur. Ces divers éléments constituent ainsi une plaque analogue à celle que je viens de signaler dans les sections transversales. Quant à l'autre face, elle comprend des cellules à parois minces qui, vers le centre de la figure, deviennent allongées verticalement, de façon à constituer une sorte de stomium suivant lequel devait s'effectuer la déhiscence (fig. 7, *s*).

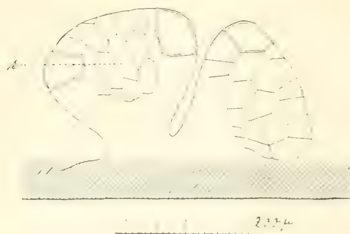


Fig. 7. — Coupe longitudinale de deux sporanges analogues à celui de la figure 6, et qui étaient encore fixés au rachis, dont j'ai indiqué la position par des hachures. Les cellules de la plaque qui ont été rencontrées par la section, sont représentées avec un double contour, et la région du stomium est nettement reconnaissable dans le sporange de gauche, en *s*.

Tous ces sporanges paraissent être semblables à ceux que M. Zeiller a rencontrés autrefois dans des fragments de quartz provenant des environs d'Autun, et qu'il a rapportés à la famille des *Osmondacées* (1). M. de Solms-Laubach a également rencontré des sporanges ayant une structure analogue dans le culm

(1) *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, 1re partie, p. 15-17, et fig. 10, 11.

de Glätzisch-Falkenberg (1); et M. Renault en a trouvé d'autres dans le culm d'Esnost, auxquels il a donné le nom de *Todeopsis primæva* (2), pour rappeler leur analogie avec ceux des *Osmondacées*. M. Kidston m'a dit avoir, de son côté, observé des sporanges ressemblant beaucoup aux miens, dans des échantillons de Pettycur, en association avec des restes de *Botryopteris antiqua* et d'autres pétioles; ces sporanges possédaient des spores ayant une forme subtriangulaire. Il semble qu'il en ait été ainsi pour les spores observées par M. Zeiller (3) et par moi, bien que ces dernières soient mal conservées.

Il serait très intéressant de connaître la forme et la structure des frondes qui ont porté ces divers sporanges, afin de pouvoir attribuer à ces derniers une détermination précise. S'ils appartenaient effectivement au groupe des *Osmondacées*, cette famille se trouverait avoir existé dès le début de l'époque carboniférienne.

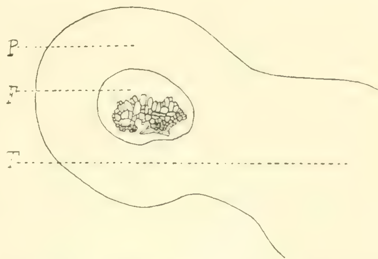


Fig. 8. — Coupe transversale d'un pétiole de *Botryopteris hirsuta* (P) encore adhérent à la tige T. (D'après M. D. H. Scott). — F, faisceau pétiolaire, dont les vaisseaux seuls ont été figurés. Les quelques hachures que j'ai tracées sur la face ventrale du bois représentent des débris de tissus, comme dans les figures 3 et 5.

En résumé, la principale conclusion qui ressort de ce travail, *c'est l'existence du* Botryopteris antiqua *dans le bassin d'Autun comme en Écosse, à la même époque géologique.* En effet, les terrains dans lesquels M. Kidston a rencontré cette espèce se rapportent au grès calcifère (« *Calciferous Sandstone Series* »), dont la base équivaut à la zone inférieure du *Culm* (4); et les terrains d'Esnost constituent un de ces groupes isolés, également

(1) *Ueber die in den Kalksteinen der Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structurbietenden Pflanzenreste*, Botan. Zeitung, L, 1892, pl. 2, fig. 9.

(2) *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac*, 2e partie, p. 21 et fig. 18.

(3) *Loc. cit.*, fig. 11 H.

(4) A. de Lapparent, *Traité de géologie*, 5e édition, p. 900, 975.

de l'âge du *Culm*, qui existent en divers points, au N.-E. et au N.-O. du bassin d'Autun (1) (Colonge, Polroy, les Panneaux, etc.). Le *Botryopteris antiqua* est donc une Fougère très ancienne, la première en date qui, dans l'état actuel de nos connaissances, puisse être rapportée au genre *Botryopteris*. C'est d'ailleurs aussi l'espèce la plus simple de ce genre, principalement au point de vue de la structure de sa trace foliaire (2).

Si l'on considère le *Bot. hirsuta* Will. (sp.), on remarque en effet que, dans son pétiole, les éléments de protoxylème, au lieu d'être répartis irrégulièrement sur la face supérieure du faisceau ligneux, comme chez le *Bot. antiqua* (fig. 2), se réunissent en trois groupes proéminents très nets (3) (fig. 8). C'est d'ailleurs en raison de ce caractère que le *Botryopteris* en question avait été appelé *Rachiopteris tridentata* (4).

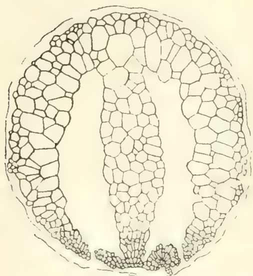


Fig. 9. — Partie ligneuse d'un faisceau pétiolaire de *Botryopteris forensis*, en coupe transversale. (D'après B. Renault).

Or, le *Bot. hirsuta* provient des couches géologiques appelées « *Lanarkian Series* » par M. Kidston, lesquelles sont intermédiaires entre le *Culm* et les « *Westphalian Series* » (5). C'est donc une espèce plus récente que le *Bot. antiqua*.

Enfin, chez le *Bot. forensis* B. Renault, de l'époque *stéphanienne*, les trois groupes de protoxylème du faisceau pétiolaire deviennent très proéminents, et l'ensemble du faisceau acquiert la forme d'un ω (fig. 9).

(1) Cf. Delafond, *Stratigraphie du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, in *Études des gîtes minéraux de la France*, 1889, p. 5-6; voir aussi la carte géologique au 1/40000 placée à la fin de ce travail. — B. Renault, *loc. cit.*, p. 499.

(2) Cf. Kidston, *loc. cit.*, p. 364.

(3) Cf. Scott, *Studies in Fossil Botany*, p. 292 et fig. 101; — *The present position of Palæozoic Botany*, in Lotsy : *Progressus Rei Botanicæ*, 1907, p. 179 et fig. 12.

(4) Cf. Felix, *Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon-Pflanzen*, Königl. Preussischen geol. Landesanstalt, Bd VII, Heft 3, 1886, p. 12; pl. I, fig. 2.

(5) Voir à ce sujet : Kidston, *Divisions and correlation of the upper portion of the Coal-Measures*, Quart. Journ. geol. Soc., vol. 61, 1905, p. 320.

Le tableau suivant, que je reproduis, d'après M. Kidston, indique d'ailleurs d'une façon précise l'âge relatif des divers *Botryopteris* dont je viens de parler :

Upper Coal-Measures.	Stephanian Series (*Botryopteris forensis* B. Renault). Radstockian Series.
Staffordian Series.	
Westphalian Series.	
Lanarkian Series....	Lower Coal-Measures [*Bot. ramosa* Will. (sp.) et *hirsuta* Will. (sp.)]. Millstone grit.
Culm..............	Carboniferous Limestone Series. Calciferous Sandstone Series (*Bot. antiqua* Kidston).

De l'époque du *Culm* à celle du *Stéphanien*, on constate ainsi une complication de plus en plus grande dans la structure de la trace foliaire des *Botryopteris*, en raison inverse du degré d'ancienneté des espèces.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

9465-10. — Corbeil. Imprimerie Crété.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

9465-10. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1910

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII. — N° 1.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Octobre 1910
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.
22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger. .... 30 fr.

RECHERCHES

SUR LES TISSUS TRANSITOIRES DU CORPS VÉGÉTATIF DES PLANTES VASCULAIRES

Par G. CHAUVEAUD

Nous avons fait connaître différents éléments histologiques susceptibles, en raison de leur existence éphémère, d'être réunis sous le nom de *tissus transitoires*.

Parmi ces tissus transitoires, les uns appartiennent à l'appareil sécréteur et se rencontrent seulement dans un petit nombre de plantes ; les autres font partie de l'appareil conducteur et s'observent dans la plus grande partie des plantes vasculaires. Il convient de décrire séparément les uns et les autres, en suivant simplement l'ordre de leur apparition dans le développement embryonnaire, c'est-à-dire en commençant par le tissu sécréteur.

TISSU SÉCRÉTEUR TRANSITOIRE.

Le système sécréteur que nous avons signalé chez les Conifères en 1903 (1), se compose d'éléments qui ont eux-mêmes la forme de tubes. Ces tubes conservent, dans leur intérieur, le produit de leur sécrétion, au lieu de le déverser dans un espace intercellulaire en forme de méat ou de canal, comme cela a lieu dans l'appareil sécréteur, qui, chez ces plantes, est devenu classique, grâce, en particulier, à mon savant maître M. Van Tieghem (2).

(1) G. Chauveaud, Un nouvel appareil sécréteur chez les Conifères. *Compt. Rend.*, 4 mai 1903.

(2) Ph. Van Thieghem, Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes, *Ann. des Sc. Nat.*, V[e] série, t. XVI, et Sur la structure et les affinités des Pins, *Journ. de Bot.*, t. V, p. 265 et 281.

Ces tubes sécréteurs existent chez toutes les Conifères, même chez les *Taxus* qui manquent, comme on sait, de canaux sécréteurs et leur importance est encore augmentée par ce fait qu'ils représentent dans ces plantes les éléments connus dans les Cycadées sous le nom de tubes gommeux. Ces deux sortes de tubes sont, en effet, semblables, et leur similitude établit entre ces deux groupes de végétaux un lien d'autant plus étroit qu'il s'agit d'un caractère dont l'origine est primitive.

En effet, c'est surtout dans le jeune âge que ce système sécréteur paraît atteindre son importance la plus grande. C'est même dans l'embryon que dans les Cèdres (1), par exemple, il présente relativement le développement le plus considérable.

Une particularité intéressante du système sécréteur dont nous parlons, c'est qu'on peut constater sa présence, dans les plantules de Conifères conservées dans l'alcool, sans recourir à la méthode des coupes. Il suffit d'un examen superficiel, fait à l'œil nu, pour l'apercevoir dans la portion supérieure de l'hypocotyle où il est le plus facile à distinguer.

Il se présente là sous forme de lignes de coloration foncée, disposées parallèlement à l'axe. Ces lignes nombreuses, rapprochées les unes des autres, sont également réparties sur tout le pourtour de l'axe hypocotylé. Elles peuvent être suivies jusqu'à la base de la radicule d'une part, d'autre part, sur les cotylédons, jusqu'à leur extrémité.

Au premier abord, ces lignes donnent l'impression d'une striation très fine. En réalité, elles ne correspondent à aucune dépression de la surface et ne sont autre chose que les tubes sécréteurs eux-mêmes, situés sous l'épiderme et vus par transparence.

Ces tubes sont d'ordinaire effilés à leur extrémité, et leur longueur variable dépasse souvent le tiers de la longueur de l'hypocotyle. C'est de la base de l'axe hypocotylé que partent les premiers de ces tubes pour se terminer à des hauteurs inégales. D'autres tubes semblables partent de ces différentes hauteurs, les uns s'intercalant entre les premiers sans les toucher, les autres s'accolant aux tubes inférieurs qu'ils

(1) G. Chauveaud, Disposition du nouvel appareil sécréteur dans le Cèdre de l'Himalaya (*Cedrus Deodora*), *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1903, p. 243.

semblent continuer directement vers le haut. Quand ces seconds tubes se terminent, de nouveaux tubes leur succèdent au-dessus, de la même façon, et ainsi de suite, jusqu'à l'extrémité des cotylédons.

Sur les plantules fraîches, les tubes sécréteurs se voient moins bien et même souvent ne sont pas distincts. Dans les plantules conservées, l'alcool, en précipitant le produit de sécrétion et en dissolvant les matières colorantes, telles que la chlorophylle, fait apparaître nettement les tubes par transparence.

Dans certaines plantes, cet appareil sécréteur doit être considéré comme transitoire, ainsi que nous allons le voir en étudiant une des espèces du genre *Taxus* (1).

TAXUS BACCATA.

Dans l'embryon de *T. baccata*, l'appareil sécréteur paraît peu différencié, mais il acquiert pendant la période germinative un grand développement.

Radicule. — Des tubes sécréteurs sont disposés suivant deux arcs irréguliers en dehors des deux faisceaux criblés de la radicule. Il y a de cinq à dix de ces tubes (*t*, fig. 1) dans chaque arc, leur nombre variant d'ailleurs avec le niveau considéré et avec les individus. Ils commencent à se différencier au voisinage (fig. 1) des cellules initiales de la radicule et ils s'accroissent de façon à dépasser en longueur toutes les autres cellules.

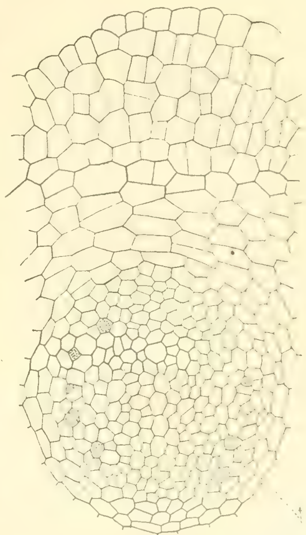


Fig. 1. — *Taxus baccata.* — Portion d'une section transversale de la radicule faite au voisinage du sommet; *t*, tube sécréteur.

Étroits à l'extrémité, ils s'élargissent peu après, présentant

(1) L'appareil sécréteur de l'If (*Taxus*), *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1904, p. 502.

leur maximum de grosseur (*t*, fig. 2) à quelques millimètres seulement du sommet de la radicule. Leur dilatation est quelquefois irrégulière, de telle sorte que, sur les coupes longitudinales, ils peuvent présenter, çà et là, une boursouflure provoquée par leur tension osmotique, qui est, à ce niveau, supérieure à celle des cellules qui les entourent. Un peu plus tard, c'est-à-dire à une distance plus grande du sommet de la radicule, leur tension osmotique devient plus faible que celle des cellules avoisinantes, et leur diamètre décroît progressivement pendant que le diamètre de ces cellules augmente.

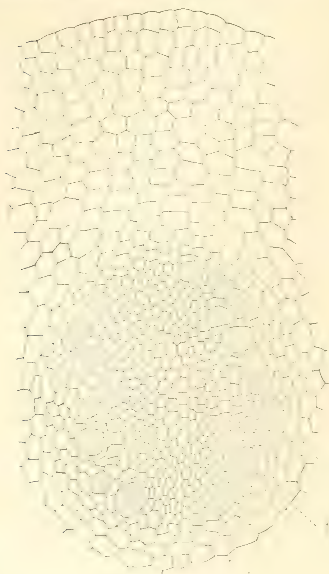


Fig. 2. — *T. baccata.* — Portion d'une section transversale de la radicule faite un peu au-dessus de la précédente (fig. 1) : *t*, tube sécréteur ; *pp*, phloème précurseur.

Ils se montrent désormais comme de longs tubes étroits aux extrémités effilées. Plus tard encore, leur diamètre se réduit davantage, leur membrane se résorbe peu à peu, comme se résorbe leur produit de sécrétion, et finalement le tube peut disparaître complètement, sans laisser trace de sa présence, sa place étant occupée progressivement par les éléments voisins.

C'est donc surtout au voisinage du sommet, c'est-à-dire dans la radicule jeune, qu'il convient d'observer ces éléments sécréteurs pour les saisir au moment où ils présentent leur maximum de développement. C'est aussi le moment où leur contenu est le plus abondant. Ce contenu est incolore, il est vrai, mais on peut le colorer en brun par la potasse ou par

l'ammoniaque et le rendre ainsi tout à fait distinct.

Plus tard, ce contenu en se concrétant prend naturellement une coloration brun-jaunâtre. A cette période, où le tube entre déjà en voie de dégénerescence, son caractère d'élément sécréteur se manifeste sans l'aide d'aucun réactif. C'est sans doute à cette phase de leur évolution que certains de ces tubes ont été figurés, sous le nom de cellules à résine, dans la nouvelle édition du *Botanische practicum* de Strasburger.

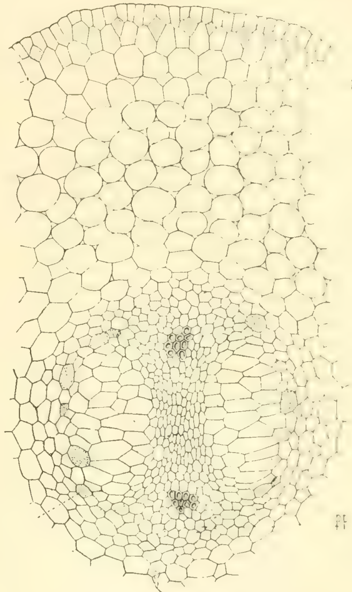


Fig. 3. — *T. baccata.* — Portion d'une section transversale de l'hypocotyle, faite au voisinage des cotylédons : *t*, tube sécréteur ; *pp*, phloeme précurseur; *t'*, tube secréteur sous-épidermique.

Hypocotyle. — Dans l'hypocotyle, on trouve aussi des tubes sécréteurs à peu près semblables, par leur forme et par leur situation, aux tubes de la radicule. Ils s'accolent par une portion de leur longueur à ceux qui les précèdent et à ceux qui les suivent, ou se terminent isolément. Ils présentent des différences de taille (*t*, fig. 3) qui tiennent surtout à ce que la coupe les rencontre à des distances inégales de leurs extrémités arrondies et plus ou moins effilées.

Outre ces tubes disposés en deux arcs (*t*, fig. 3), au bord externe des deux faisceaux criblés, il existe d'autres tubes plus superficiels, que nous avons déjà signalés comme susceptibles d'être vus par transparence, sur les plantules entières conservées dans l'alcool.

Ces tubes sous-épidermiques ont d'ordinaire, en coupe

transversale, une forme quadrangulaire (*t'*, fig. 3), avec l'angle intercalé entre deux cellules épidermiques moins aigu que l'angle interne. Ces tubes sont le plus souvent séparés l'un de l'autre par une seule cellule corticale, mais parfois il y a entre deux tubes voisins plusieurs cellules. Sur les coupes longitudinales, ils sont séparés par une seule file cellulaire ou par plusieurs files cellulaires.

Cotylédons. — Dans les cotylédons, les tubes sécréteurs sous-épidermiques (*t'*, fig. 4) se montrent moins rapprochés

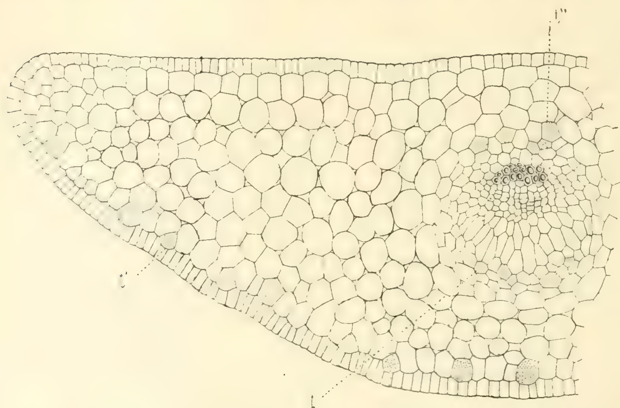


Fig. 4. — *T. baccata*. — Portion d'une section transversale du cotylédon, faite dans sa région moyenne : *t*, tube sécréteur accolé au phloème précurseur; *t'*, tube sécréteur sous-épidermique ; *t''*, tube sécréteur situé en dedans du xylème.

les uns des autres que dans l'hypocotyle. Ils existent sur la face inférieure seulement et leur forme, en coupe transversale, est plus arrondie que celle des précédents.

A la face externe ou inférieure du faisceau criblé, on voit aussi des tubes sécréteurs disposés en arc (*t*, fig. 4) qui continuent les tubes sécréteurs situés, dans l'hypocotyle, en dehors du faisceau criblé. Ces tubes accompagnent le faisceau criblé jusqu'à sa terminaison dans la pointe du cotylédon.

Outre ces divers éléments sécréteurs, il existe encore, dans les cotylédons, un autre groupe de tubes semblables aux précédents (*t''*, fig. 4) disposés en un arc irrégulier au-dessus

du faisceau ligneux. Ces tubes sont en nombre variable. Souvent il y en a de cinq à sept, séparés des vaisseaux par une ou plusieurs assises de conjonctif. Ils partent de la base du cotylédon et se montrent jusqu'à son extrémité. Comme pour les deux autres groupes de tubes, ce ne sont pas les mêmes éléments qui vont de la base du cotylédon à son extrémité, mais il y a plusieurs de ces tubes disposés bout à bout, dans cette longueur, et se raccordant entre eux plus ou moins directement.

D'après ce qui précède, on voit que c'est dans la radicule que les tubes sécréteurs atteignent la plus grande taille, tandis que c'est dans les cotylédons qu'ils présentent la répartition la plus complète.

Connaissant la disposition du système sécréteur dans la plantule de *T. baccata*, il suffit de quelques mots pour la décrire dans la plante adulte.

Racine. — Ce que nous avons dit de la radicule s'applique à une radicelle d'ordre quelconque. Par conséquent, il n'y a rien à ajouter pour la racine.

Tige. — Au-dessus des cotylédons, on ne retrouve plus les tubes sous-épidermiques qui caractérisent exclusivement l'hypocotyle et les cotylédons.

Par contre, on retrouve les tubes profonds de l'hypocotyle non seulement au-dessus des cotylédons, dans le premier entre-nœud, mais aussi au-dessus et dans un rameau d'ordre quelconque. Ainsi, les tubes sécréteurs accompagnant le phloème existent dans la tige et ses ramifications, et partout leur développement et leur forme sont semblables.

Au sujet de leur situation, il convient de faire remarquer que dans l'hypocotyle, ils sont appliqués à la face externe du phloème précurseur (*pp*, fig. 3) tandis que, au-dessus, ils sont appliqués à la face externe du phloème proprement dit, le phloème précurseur ayant disparu, ainsi que cela sera expliqué dans la suite de ce mémoire.

Pour observer facilement les tubes sécréteurs de la tige, il faut choisir de préférence un rameau très jeune. A l'aide de coupes transversales et longitudinales, on constate que les éléments sécréteurs voisins du sommet de la tige ou du

rameau, dès qu'ils deviennent reconnaissables comme tels, sont fusiformes, puis s'allongent progressivement, en forme de tubes plus ou moins longs, conservant d'ordinaire leurs extrémités arrondies et plus ou moins effilées. Ces tubes sont disposés en un cercle irrégulier en dehors du phloème. Quand un faisceau se sépare du cercle cribro-vasculaire, pour se rendre dans une feuille, les tubes sécréteurs situés en dehors de la portion du cercle qui correspond à ce faisceau présentent dans leur cours une inflexion et l'accompagnent, dans cette feuille, où nous allons les retrouver.

Feuille. — La feuille possède, en effet, les mêmes tubes sécréteurs que les cotylédons, à l'exception des tubes sous-épidermiques qui ne se retrouvent plus au-dessus des cotylédons, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer.

Les tubes inférieurs (*t*, fig. 5) sont groupés en un arc assez régulier, au-dessous du phloème auquel ils sont accolés directement, tandis que les tubes supérieurs sont disposés (*t''*, fig. 5) au-dessus du système ligneux dont ils sont séparés par une ou deux assises de conjonctif. Sur les coupes longitudinales, il n'est pas rare de pouvoir suivre deux de ces tubes supérieurs, l'un superposé à l'autre, soit au contact, soit séparés l'un de l'autre par une assise de conjonctif. Vers l'extrémité de la feuille, les tubes sont courts, souvent arqués et plus ou moins renflés ; ailleurs ils sont droits, de forme cylindrique (*t''*, fig. 6), sauf au voisinage de leurs extrémités, leur lon-

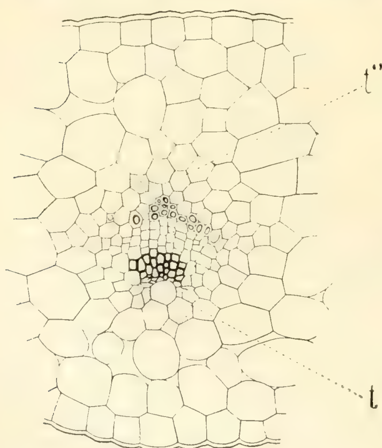


Fig. 5. — *T. baccata.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne d'une feuille très jeune : *t*, tube sécréteur situé en dehors du phloème ; *t''*, tube sécréteur situé en dedans du xylème.

gueur pouvant dépasser la moitié de la longueur de la feuille.

Pour constater cette disposition de l'appareil sécréteur, telle que nous venons de la décrire, il faut s'adresser à des

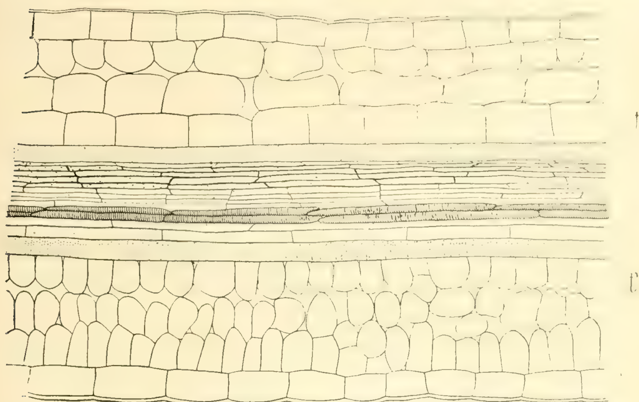


Fig. 6. — *T. baccata.* — Portion d'une coupe longitudinale faite dans la région médiane d'une feuille très jeune : *t*, tube sécréteur situé en dehors du phloème ; *t''*, tube sécréteur situé en dedans du xylème.

parties de la plante en voie de développement. Par exemple, on doit prendre des feuilles très jeunes, encore recouvertes par les écailles du bourgeon. A ce moment, les tubes sont dans leur phase la plus active et on les met nettement en évidence à l'aide des réactifs que nous avons déjà indiqués. Ils sont remplis d'une substance qui offre un aspect finement granuleux, homogène, ou se présente sous la forme de concrétions caractéristiques.

Si l'on étudie des feuilles âgées de deux ans ou même des feuilles arrivées à la fin de leur première année, on ne peut apercevoir les tubes sécréteurs dont nous parlons. Ils ne disparaissent pas cependant comme disparaissent les tubes sécréteurs de la racine, ainsi qu'on peut le constater en suivant les diverses phases de leur évolution.

Après avoir joué dans la formation des parties nouvelles, un rôle actif témoigné par l'abondance du produit dont ils sont gorgés, ces tubes se vident peu à peu par résorption du

produit sécrété, et leur contenu devient hyalin comme le contenu des cellules non différenciées. Ensuite, il se fait une cloison transversale précédée de la division du noyau, et le tube primitivement continu se trouve divisé en deux parties. Dans chaque moitié du tube, le noyau se divise à son tour, et une autre cloison se produit. Le même cloisonnement se répète un nombre de fois variable avec la longueur du tube considéré et aussi avec la région occupée par le tube. En définitive, le tube sécréteur se trouve transformé en une file de cellules (*c*, fig. 7). Ces cellules sont d'ailleurs semblables aux cellules du parenchyme qui les touchent et il faut avoir assisté à leur transformation pour leur attribuer une origine particulière.

La transformation des tubes sécréteurs en file de cellules parenchymateuses ne se fait pas au même moment pour tous les tubes de la feuille.

Ce sont d'abord les tubes courts et renflés, situés à l'extrémité de la feuille, qui montrent les premières cloisons. Sous le climat des environs de Paris, c'est pendant le mois de mai qu'apparaissent ces premières cloisons. Ensuite, le cloisonnement se continue pendant l'été, de sorte qu'à l'automne, tous les tubes de la feuille ont achevé leur transformation. Les tubes situés en dehors du phloème sont remplacés par les cellules en file (*c*, fig. 7) tandis que les cellules (*c'*, fig. 7) proviennent des tubes situés en dedans du système ligneux.

Les tubes sécréteurs de la *tige* se transforment de la même manière en files de cellules.

En général, les cellules provenant du cloisonnement des tubes sécréteurs ne se distinguent, comme nous l'avons dit, des cellules voisines ni par leur forme, ni par leur contenu. En dehors de leur mode de formation si particulier, on ne saurait donc les décrire, à l'état adulte, autrement que les cellules du parenchyme. Cela permet de comprendre pourquoi l'appareil sécréteur du *Taxus* peut passer inaperçu, malgré le grand développement qu'il présente dans ses parties en voie de formation.

La transformation des tubes sécréteurs en files de cellules parenchymateuses, quand on est prévenu de son existence, peut parfois être confirmée par la rectitude de leurs parois

longitudinales, qui ont aussi souvent une épaisseur plus grande que celle de leurs parois transversales de formation plus

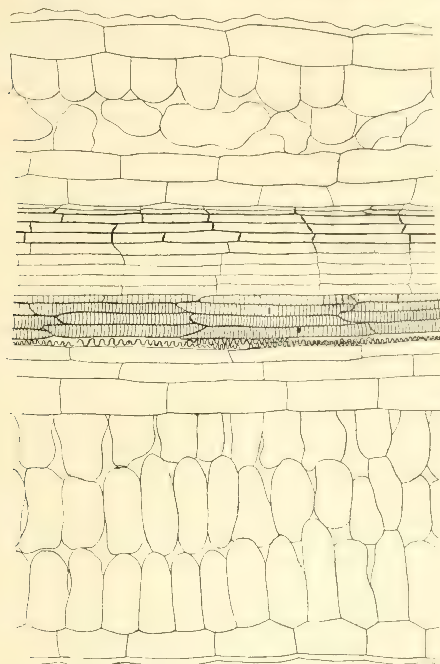


Fig. 7. — *T. baccata.* — Portion d'une coupe longitudinale faite dans la région médiane d'une feuille âgée : *c*, cellule provenant du cloisonnement du tube sécréteur situé en dehors du phloème ; *c'*, cellules provenant du cloisonnement du tube sécréteur situé en dedans du xylème.

récente. Ce sont surtout les tubes courts, fusiformes, ne produisant qu'un petit nombre de cellules dont les terminales sont plus ou moins coniques, qui permettent bien de confirmer cette transformation.

Mais ce qui peut mieux encore fournir la preuve de ce fait, unique dans l'histoire du tissu sécréteur des plantes ce sont les cas où cette transformation demeure incomplète. Par exemple, dans certains tubes, le contenu de sécrétion peut persiter ; dans d'autres, il ne se produit que

quelques cloisons qui ne masquent pas l'aspect tubulaire.

C'est ainsi que dans les cotylédons âgés, certains tubes persistent avec leurs caractères primitifs ; certains autres ne prennent qu'un petit nombre de cloisons transversales ; d'autres se cloisonnent complètement, mais trahissent cependant leur origine primitive par le contenu brun-jaunâtre que conservent leurs cellules.

On observe aussi, dans l'hypocotyle, des cas fréquents de transformation incomplète, ce qui semble indiquer que, dans les parties primitives de la plante, l'appareil sécréteur subit une évolution moins complète et tend à conserver lui-même ses caractères primitifs.

Si l'on met à part ces cas de transformation incomplète, localisés d'ailleurs dans la plantule, on voit qu'il y a lieu de regarder l'appareil sécréteur de *T. baccata* comme un appareil transitoire. En effet, dans la feuille et dans la tige, l'appareil se transforme et ne subsiste comme appareil sécréteur que pendant un temps assez court. Dans l'hypocotyle, les tubes sous-épidermiques disparaissent de bonne heure. Enfin, dans la racine, les tubes disparaissent complètement, comme nous verrons que disparaissent souvent les premiers tubes criblés et les premiers vaisseaux.

TISSUS CONDUCTEURS TRANSITOIRES.

On savait, depuis Caspary, que des vaisseaux peuvent disparaître, même après leur lignification. Dans les plantes aquatiques, en particulier, les vaisseaux sont résorbés et à leur place subsistent des lacunes qui demeurent l'indication de leur présence. Dans la tige des *Equisetum*, la disparition des vaisseaux est un fait bien connu.

On savait aussi que les tubes criblés peuvent n'avoir qu'une existence assez courte. L'exemple le plus anciennement décrit est relatif aux tubes criblés de la racine de *Marsilia* qui ont été si bien étudiés par Russow (1). Ces tubes criblés, après avoir fonctionné peu de temps, s'atrophient, puis disparaissent

(1) Ed. Russow, Vergleichende Untersuchungen. *Mém. Acad. des Sc.*, Saint-Pétersbourg, VIIe série, t. XIX.

pendant que d'autres éléments se différencient en nouveaux tubes criblés qui remplacent les premiers (1).

On a souvent, depuis, signalé dans beaucoup d'autres plantes la modification caractéristique subie par le tissu criblé, quand ses éléments aplatis, comprimés, deviennent une masse cornée réduite à une accumulation de membranes.

Mais ces exemples constituaient des cas particuliers, ou étaient regardés comme le résultat d'une évolution plus ou moins avancée. Or, nous avons montré que la disparition des tubes criblés, et même des vaisseaux, est un fait des plus répandus, surtout au début du développement des plantules, c'est-à-dire à un âge où l'on pensait que la différenciation primitive n'est pas encore achevée.

On croyait aussi que la structure du tissu criblé ou phloème, dans les Angiospermes, n'était pas la même que dans les autres plantes ; les tubes criblés des premières étant pourvus de cellules-compagnes, les tubes criblés des autres plantes étant dépourvus de cellules-compagnes.

Nous avons constaté que certaines Cryptogames, telles que les Prêles (*Equisetum*), ont des tubes criblés pourvus de cellules-compagnes, tout comme les Angiospermes (2). D'autre part, nous avons rencontré dans un même faisceau d'Angiosperme, celui du blé (*Triticum*) par exemple, des tubes criblés pourvus de cellules-compagnes, ou mieux de cellules annexes (3), et des tubes criblés à développement direct, c'est-à-dire dépourvus de cellules annexes. Le tissu criblé ne présente donc pas, dans sa structure, la différence tranchée que l'on admettait entre les deux grands groupes de plantes vasculaires.

En ce qui concerne le tube criblé, envisagé en lui-même, on n'avait décrit jusqu'à ces dernières années, aucun élément qu'on pût considérer avec certitude comme le représentant d'une forme primitive du tube criblé. En effet, chez les Cryptogames aussi bien que chez les Phanérogames, les tubes criblés, qui se

(1) G. Chauveaud, Recherches sur le mode de formation des premiers tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. *Ann. des Sc. Nat.*, VIII[e] série, t. XVIII.

(2) *Loc. cit.*, p. 221.

(3) Recherches sur le mode de formation des premiers tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. *Ann. des Sc. Nat.*, VIII[e] série, t. IV, p. 309.

forment en premier lieu dans la plantule, sont aussi différenciés que les tubes criblés qui se formeront plus tard dans la plante adulte.

Il est vrai que, dans certaines Cryptogames, telles que *Psilotum*, *Lycopodium*, etc, les tubes criblés ont un maximum de différenciation à peine marqué. Mais comme leurs derniers tubes criblés sont aussi peu différenciés que les premiers, on pouvait supposer que ces tubes peu différenciés correspondent à une organisation spéciale de ces plantes, et non pas à une forme primitive. On était même tenté de les regarder comme une forme de régression, quand on les comparait aux tubes criblés si différenciés des autres Cryptogames. Dans les Polypodes (*Polypodium*), par exemple, les premiers tubes criblés qui se montrent, dans la racine, ont un maximum de différenciation aussi nettement caractérisé que possible.

Il existe donc, dès le début du développement de ces Fougères, une limite tranchée entre le péricycle formé de cellules encore à l'état de parenchyme et le phloème constitué par des tubes à membrane différenciée et pourvue de cribles. Comme d'autre part, ces Fougères étaient rangées parmi les plantes les plus anciennes, nous avions été conduit à nous demander si le tube criblé, ainsi différencié, est apparu brusquement à l'origine des plantes vasculaires.

PHLOÈME PRÉCURSEUR.

C'est seulement après avoir réussi à comprendre la composition du phloème des Gymnospermes que nous avons pu faire à notre demande une réponse satisfaisante. Nous avons trouvé là des éléments intermédiaires qui permettent de passer, sans transition brusque, de la cellule ordinaire du parenchyme au tube criblé le plus complètement différencié. Comme ces divers éléments se rencontrent dans une même plante et que leur différenciation augmente avec l'âge de cette plante, on assiste, pour ainsi dire, à la transformation progressive du tissu fondamental en tissu criblé. Il semble dès lors légitime d'en tirer cette conclusion : *Chez les Gymnospermes, les premières phases de la différenciation du phloème ont été conservées, tandis*

que chez les autres plantes, elles ne sont plus représentées.

A ce point de vue spécial, les Gymnospermes présentent donc, vis-à-vis des autres plantes vasculaires, un caractère tout à fait primitif.

Ce caractère primitif se manifeste d'ailleurs d'une manière facile à mettre en évidence, quand on suit le développement de la racine. On constate que chez les Gymnospermes les premiers vaisseaux se différencient avant les premiers tubes criblés, tandis que chez les autres plantes les tubes criblés atteignent leur maximum de différenciation avant les premiers vaisseaux.

Sur les coupes longitudinales du sommet de la racine, la différence est tout à fait frappante. Les premiers vaisseaux, chez toutes les plantes vasculaires, se montrent à une *certaine* distance du sommet. S'il s'agit d'une Gymnosperme, les premiers tubes criblés se montrent à une distance *plus grande*. S'il s'agit d'une autre plante, ils se montrent au contraire à une distance *plus petite* (1).

Cette différence trouve son explication dans la présence, chez les Gymnospermes, des éléments intermédiaires que nous venons de rappeler.

Afin de distinguer des tubes criblés proprement dits ces éléments plus ou moins incomplètement différenciés qui les précèdent, nous avons proposé de leur appliquer un nom spécial, en rapport avec leur origine primordiale. Nous les appelons éléments précurseurs des tubes criblés, ou plus simplement *tubes précurseurs*, donnant au tissu formé par leur réunion le nom de *phloème précurseur*.

Le phloème précurseur est donc pour nous un tissu intermédiaire, par ses caractères comme par sa situation, au péricycle et au phloème proprement dit.

Il est moins facile de définir avec rigueur le tube précurseur lui-même. Ces tubes précurseurs, avons-nous dit, sont des éléments de transition, offrant tous les états intermédiaires à la cellule du conjonctif et au tube criblé proprement dit.

(1) Il est bien entendu que cette règle générale ne doit pas être appliquée dans un sens absolu. Il existe en effet, chez diverses plantes, des transitions qui sont d'ordinaire en rapport avec le moindre développement des éléments intermédiaires qui précédent les tubes criblés.

Les uns ont seulement un allongement très grand, par rapport à leur grosseur, tandis que leur paroi demeure mince dans toute son étendue (*1*, fig. 8).

Outre cet allongement, les autres acquièrent, de place en place, de légers épaississements de leur membrane. Ces épaississements localisés, de forme lenticulaire, sont traversés chacun par un petit nombre de fins canalicules et constituent autant de plages criblées, de faible dimension, qui se distinguent cependant aisément sur les coupes longitudinales. Certains tubes possèdent de telles plages criblées sur leur face externe seulement, leur paroi demeurant mince dans le reste de son étendue. C'est là un second degré de différenciation (*2*, fig. 8).

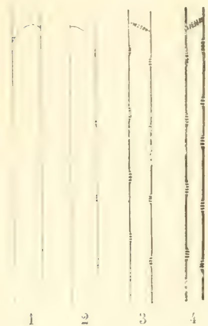


Fig. 8. — Tubes précurseurs présentant divers degrés de différenciation. — 1, Portion de tube précurseur externe pris dans la radicule de *Thuia orientalis*; 2, portion de tube précurseur externe, pris au sommet de l'hypocotyle; 3, Portion de tube précurseur interne pris au sommet de l'hypocotyle; 4, Portion de tube criblé pris au sommet de l'hypocotyle.

D'autres tubes possèdent de ces plages criblées sur toutes leurs faces et montrent même une modification spéciale qui se traduit par un épaississement appréciable de leur paroi (*3*, fig. 8). Ces derniers offrent donc un degré de différenciation encore plus élevé qui conduit au tube criblé proprement dit (*4*, fig. 8).

Ces divers tubes précurseurs, que nous avons réduit à un petit nombre de types en schématisant leur description, présentent des variations nombreuses dans leur forme et dans la différenciation de leur membrane.

D'autre part, ils ne se montrent pas dans toutes les espèces de Conifères avec la même netteté et le même degré de différenciation.

Il convient donc de les étudier dans chaque espèce en particulier, pour savoir quelle place ils prennent exactement dans chacune d'elles. Mais comme, dans le présent mémoire, nous nous proposons de faire connaître le phloème précurseur, considéré surtout comme tissu transitoire, il nous suffira de rappeler la manière dont il se comporte dans quelques cas choisis parmi les plus typiques.

Nous prendrons un type moyen représenté par *Thuia orientalis*, chez lequel le phloème précurseur montre, dans le nombre et dans la différenciation de ses éléments, un état réalisé chez beaucoup d'autres Conifères.

Ensuite, nous nous adresserons à un Sapin (*Abies Pinsapo*) qui, par le nombre et la différenciation des éléments précurseurs, en représente le type extrême.

Dans l'un et l'autre cas, nous verrons que ce tissu est essentiellement transitoire et que, en dehors de la racine, il n'existe que pendant les premiers états du développement de la plante.

1° **Thuia orientalis** (1).

Radicule. — Sur une coupe transversale, faite à 1 millimètre du sommet de la radicule, nous constaterons, à première vue, la présence de deux taches claires de forme ovale, allongée, occupant chacune environ le quart du cylindre central. Ces taches paraissent plus claires que le reste du cylindre central parce qu'elles sont formées de cellules plus grandes que les autres. Ces cellules sont les tubes précurseurs (*pp*, fig. 9). On peut les distinguer de très bonne heure, grâce à leur accroissement précoce, au milieu d'un tissu encore assez homogène.

Elles prennent naissance aux dépens de l'avant-dernière assise du cylindre central. En deux points diamétralement opposés, certaines cellules de cette assise se divisent, par une cloison tangentielle, de façon à donner un arc formé de deux assises, mais cet arc présente d'ordinaire une certaine irrégularité due à ce que le cloisonnement tangentiel ne frappe pas également toutes les cellules. Quand ce cloisonnement a lieu, les cellules qui en sont le siège se trouvent séparées des initiales du sommet par une dizaine d'éléments. Ensuite, les cellules de ces deux arcs cessent bientôt de se diviser et, continuant de croître surtout dans le sens de l'axe de la radicule, acquièrent une grande longueur qui leur donne une forme tubulaire bien accusée.

En dehors, l'assise sous-endodermique se dédouble un peu

(1) G. Chauveaud, Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le *Thuia orientalis*, *Mus. d'Hist. Nat.*, 1902, p. 447.

plus tard, tangentiellement, de telle sorte que désormais les tubes précurseurs (*pp*, fig. 10) sont séparés de l'endoderme (*e*, fig. 10) par deux assises qui représentent le péricycle. Souvent ce péricycle, en certains points, paraît simple, ainsi qu'on peut le voir (fig. 9), parce qu'une ou plusieurs cellules ne se sont pas dédoublées ; mais, dans la plupart des cas, le péricycle se montre formé de deux assises.

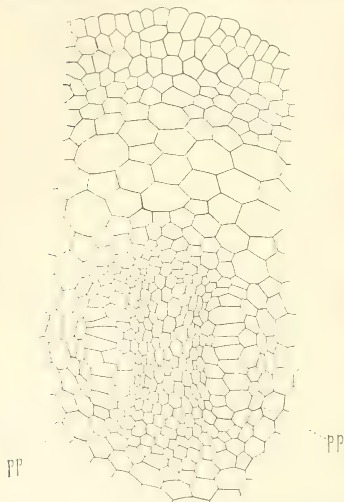


Fig. 9. — *Thuia orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite au voisinage du sommet de la radicule ; *pp*, phloème précurseur, formé de deux assises irrégulières de tubes dont l'assise externe est indiquée à droite, l'assise interne étant indiquée à gauche.

Le nombre des tubes précurseurs est assez variable dans chaque arc ou faisceau. On en trouve une douzaine au plus, constituant l'assise externe du faisceau, disposés côte à côte au contact du péricycle. Il y en a moins dans l'assise interne parce que, comme nous l'avons dit, certaines de leurs cellules mères ne se sont pas divisées tangentiellement, et en particulier celles qui sont situées aux extrémités de l'arc. La forme et la grosseur de ces éléments varient aussi. En général, les tubes externes sont plus gros que les internes, mais l'inverse se présente çà et là dans chaque faisceau. Au sujet de leur forme, ce qui prédomine, c'est la grandeur de leur diamètre radial. Nous avons déjà parlé de leur longueur dans le sens de l'axe ; elle dépasse d'ordinaire trente fois leur grosseur.

La paroi des tubes externes demeure mince dans toute son étendue, en particulier sur les faces transversales qui, rarement planes, sont le plus souvent arrondies et disposées obliquement, ce qui augmente leur surface. Ces tubes externes

peuvent donc conduire les matières élaborées jusqu'au méristème terminal, grâce à la minceur de leur membrane, mais là s'arrête la différenciation de leur paroi qui ne présente aucune modification appréciable.

Les tubes précurseurs internes peuvent présenter un degré de plus dans la différenciation. Sur leurs faces transversales, leur paroi offre parfois de fines ponctuations constituant l'ébauche d'un crible. En outre, sur certains points de leurs faces longitudinales internes, leur paroi subit une modification spéciale qui aboutit à la formation, en chacun de ces points, d'une petite plage criblée (*a*, fig. 10). Ces seconds tubes communiquent donc facilement, par les plages criblées, avec les éléments qui leur succèdent vers l'intérieur et qui sont les tubes criblés proprement dits.

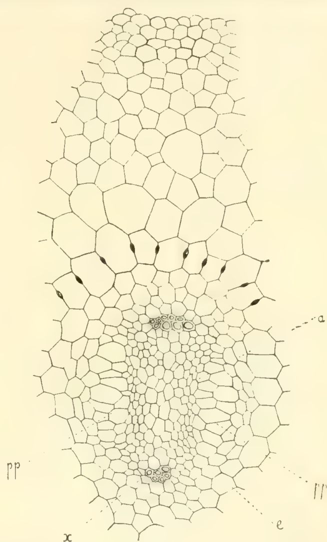


Fig. 10. — *T. orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la radicule au-dessus de la précédente (fig. 9); *a*, plage criblée d'un tube précurseur interne; *pp*, phloème précurseur; *x*, xylème; *e*, endoderme.

Quand les tubes précurseurs, plus ou moins différenciés, sont en pleine activité, ce qui a lieu au voisinage du sommet, leur tension osmotique est très grande. Il en résulte une compression des éléments voisins (fig. 9, 10). Plus tard, les cellules situées au contact de ces tubes, vers l'intérieur, deviennent à leur tour turgescentes et subissent peu à peu la modification spéciale qui caractérise les premiers tubes criblés (*p*, fig. 11), leur paroi s'épaissit et sur leurs faces transversales et longitudinales se forment des cribles bien distincts.

A partir de ce moment, les premiers tubes précurseurs entrent en voie de régression.

Les cellules du phloème situées au contact des premiers tubes criblés évoluent à leur tour en tubes criblés semblables aux premiers, et les cellules qui les suivent vers l'intérieur deviennent génératrices et se cloisonnent activement (fig. 11).

La formation de cellules nouvelles s'accompagne d'une pres-

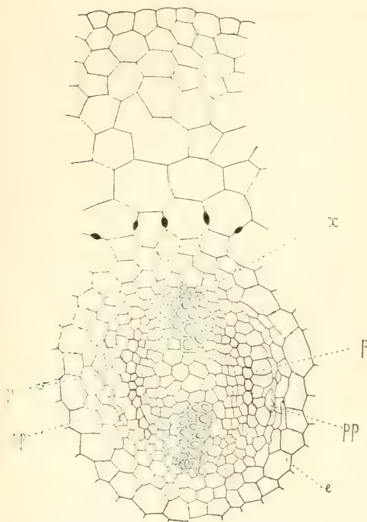


Fig. 11. — *T. orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la radicule au-dessus de la précédente (fig. 10). Les tubes précurseurs *pp* sont en voie de résorption ; *p*, phloème primaire. Les mêmes lettres ont même signification dans toutes les figures suivantes.

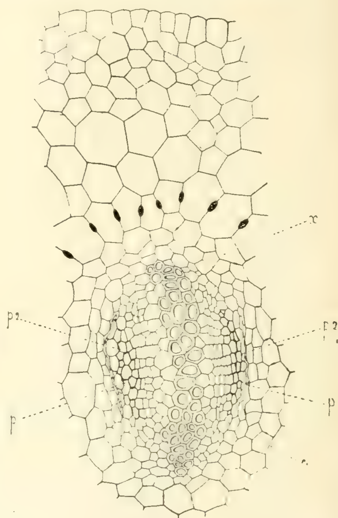


Fig. 12. — *T. orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la radicule au-dessus de la précédente (fig. 11). Le phloème précurseur a disparu ; *p2*, phloème secondaire.

sion qui se manifeste surtout sur les tubes précurseurs. D'abord, ce sont ceux de l'assise externe qui se réduisent (*pp*, fig. 11), ensuite ceux de l'assise interne. Il n'y a toutefois à cet égard aucune règle absolue. On peut voir les tubes internes se réduire avant les tubes externes. Ainsi, sur la même coupe, les tubes internes d'un faisceau se montrent aplatis, déformés, alors que les tubes externes paraissent encore turgescents, tandis que dans l'autre faisceau, ce sont les tubes internes qui ont con-

servé leur turgescence, les tubes externes étant en voie de régression.

En réduisant leur volume, ces tubes se déforment, leur paroi se plisse diversement au fur et à mesure de leur aplatissement radial. Enfin, quand cet aplatissement est complet, leurs membranes comprimées forment ensemble une bande de forme plus ou moins irrégulière. Pendant quelque temps, cette bande demeure la seule trace qui puisse témoigner de l'existence des tubes précurseurs. Plus tard, les membranes qui constituaient cette bande sont elles-mêmes complètement digérées, et si la bande d'épaississement persiste, c'est qu'elle est alors constituée par les membranes aplaties des premiers tubes criblés qui, à leur tour, sont en voie de résorption (*p*, fig. 12).

Désormais, il n'existe plus aucun vestige des tubes précurseurs. Si l'on étudie la radicule arrivée à cet état de son développement, on voit le passage du péricycle au phloème se faire brusquement. Sous ce rapport, la disposition est semblable à celle que montrent d'ordinaire les autres plantes vasculaires au début de leur développement.

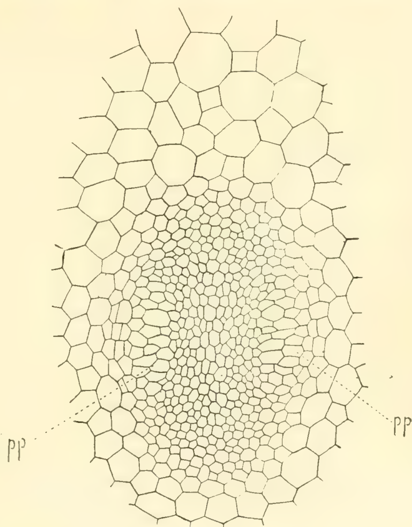


Fig. 13. — *T. orientalis*. — Portion d'une coupe transversale faite dans la partie supérieure de l'hypocotyle. État très jeune.

Hypocotyle. — Si, au lieu de suivre, comme nous l'avons fait le développement des tubes précurseurs dans la radicule de plus en plus âgée, nous suivons ces tubes dans la même plan-

tule, depuis la radicule jusqu'aux cotylédons non encore épanouis, nous verrons qu'ils existent, continuant la même direction jusqu'au niveau de l'insertion des deux cotylédons.

En allant de la radicule au nœud cotylédonnaire, on observe un certain nombre de modifications dues au changement de milieu et au changement de membre et dont les plus visibles consistent dans la suppression progressive des cadres d'épaississement des assises corticales internes et dans la délimitation de moins en moins tranchée entre l'écorce et le cylindre central. Mais il se produit aussi d'autres modifications relatives aux tubes précurseurs.

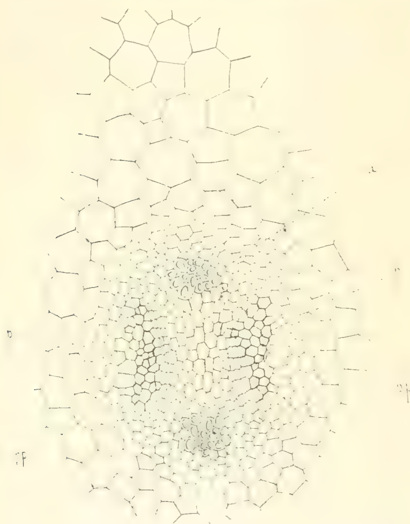


Fig. 14. — *T. orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la partie supérieure du cotylédon. État plus âgé que le précédent (fig. 13). A droite, on voit les tubes précurseurs internes à demi-résorbés, tandis que les tubes précurseurs externes *pp* ne sont pas encore déformés.

On constate, dans certains cas, une différenciation plus ou moins marquée de certains de ces tubes qui peuvent dès lors se confondre, par leur aspect, avec les premiers tubes criblés, eux-mêmes déjà différenciés. D'ordinaire, tous les tubes diminuent peu à peu de grosseur, à mesure qu'on s'éloigne de la radicule, en même temps qu'ils subissent une modification de leur paroi de plus en plus grande.

Les tubes externes qui, dans la radicule, conservent leur paroi mince dans toute son étendue présentent, de place en place, une petite plage criblée. Ces plages se voient bien sur les coupes longitudinales et transversales. Elles se montrent

sous forme de petits épaississements lenticulaires de la membrane, traversés chacun par un petit nombre de fins canalicules. Ces plages criblées sont situées soit sur les faces longitudinales latérales faisant communiquer entre eux les tubes externes, soit sur les faces longitudinales internes établissant la communication avec les tubes de l'assise interne. Les faces transversales conservent des parois minces qui permettent des échanges faciles entre les tubes superposés.

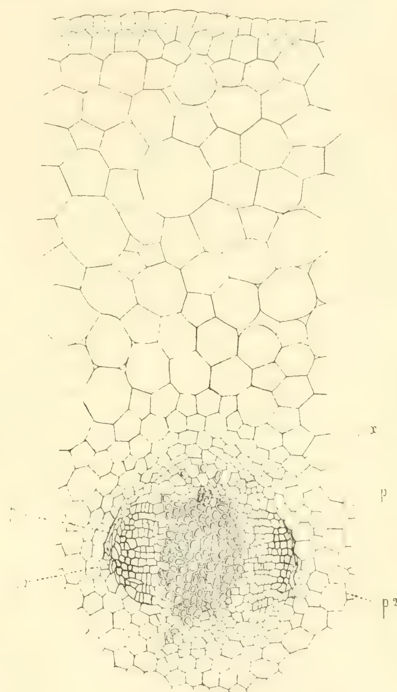


Fig. 15. — *T. orientalis*. — Portion d'une coupe transversale faite dans la partie supérieure de l'hypocotyle. État encore plus âgé que le précédent (fig. 14). Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire p n'est représenté que par des restes de membrane. Le phloème secondaire p^2 est déjà très développé. Les premiers vaisseaux x du xylème primaire sont en voie de résorption.

Les tubes internes suivent dans leur différenciation la même marche progressive. Ils présentent des plages criblées sur toutes leurs faces longitudinales, tandis que les tubes internes de la radicule en possèdent seulement sur leurs faces internes. En outre, leurs parois transversales se transforment en autant de cribles épaissis. Enfin leur paroi, dans toute son étendue, présente la modification caractéristique qui se constate chez les tubes criblés proprement dits, de telle sorte que, par tous leurs caractères, ces tubes internes (*pp*, fig. 14), qui ne sont que des tubes précurseurs dans la radicule,

deviennent, au-dessous des cotylédons, des éléments tout à fait comparables aux premiers tubes criblés.

La marche du développement dans l'hypocotyle à un même niveau s'accomplit d'ailleurs comme dans la radicule. Ainsi, au sommet de l'hypocotyle, les éléments du phloème précurseur sont d'abord distincts seulement par leur taille (*pp*, fig. 13), puis leur différenciation se poursuit et leurs parois acquièrent de petites plages criblées (*pp*, fig. 14).

En dedans des tubes précurseurs, les cellules évoluent en tubes criblés (*p*, fig. 14) et de nombreux cloisonnements se montrent en dedans de ces derniers.

Pendant que cette évolution se poursuit, les tubes précurseurs entrent en voie de régression; leur tension osmotique diminuant, ils se laissent comprimer par la poussée des assises nouvelles. Souvent, c'est l'assise interne de ces tubes qui se montre atrophiée en premier lieu, la déformation de l'assise externe se produisant ensuite. Bientôt, les membranes aplaties forment ensemble une ligne d'épaississement qui marque désormais d'une manière assez tranchée la limite entre le phloème et le conjonctif situé en dehors de lui.

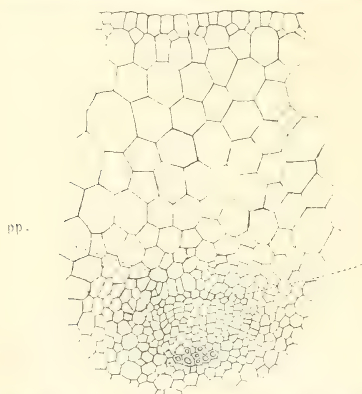


Fig. 16. — *T. orientalis*. — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon. État jeune.

Ensuite, les membranes complètement digérées disparaissent tout à fait. S'il persiste une ligne d'épaississement, elle est formée par les membranes des premiers tubes criblés, qui à leur tour entrent en voie de régression (*p*, fig. 15). A partir de ce moment il n'existe dans la partie supérieure de l'hypocotyle aucune trace de phloème précurseur.

Cotylédons. — Au nœud cotylédonnaire, les tubes précurseurs

sont disposés de telle façon que les tubes correspondant à une moitié du faisceau de l'hypocotyle se montrent écartés des tubes correspondant à l'autre moitié, de plus en plus, à mesure qu'on se dirige vers les cotylédons. Il en résulte que, dans la base de chaque cotylédon, on trouve, au voisinage l'un de l'autre, deux de ces groupes qui proviennent chacun d'un faisceau différent de l'hypocotyle.

Ces deux groupes se montrent de plus en plus rapprochés, à mesure qu'on s'élève dans le cotylédon, et se continuent bientôt en un groupe unique occupant la ligne médiane du cotylédon.

Ce faisceau cotylédonnaire offre d'ailleurs la même constitution que dans l'hypocotyle. Ses tubes externes (*rp*, fig. 16) offrent sur leurs faces longitudinales latérales et internes de petites plages criblées nombreuses. Ses tubes internes possèdent des plages criblées sur toutes leurs faces et se distinguent à peine des tubes criblés proprement dits qui se trouvent en dedans d'eux (*p*, fig. 16).

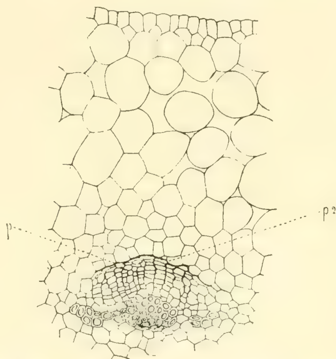


Fig. 17. — *T. orientalis.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon. État plus âgé que le précédent (fig. 16). Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire *p* n'est représenté que par la ligne épaissie que forment les restes non encore digérés de ses membranes.

Tous ces tubes précurseurs ont une durée très courte et ils sont résorbés, peu à peu, comme ceux des autres parties de la plantule. Quand les cellules génératrices se cloisonnent, donnant de nouveaux éléments, ces tubes se trouvent aplatis, et leurs membranes forment ensemble une bande d'épaississement qui indique ensuite exactement la limite entre le phloème et le conjonctif (fig. 17).

Tige. — Au-dessus des cotylédons, les premiers éléments du phloème qui apparaissent dans la tige sont différenciés et

ne se distinguent pas des tubes criblés proprement dits. On ne constate plus la formation d'éléments intermédiaires, par conséquent le tissu précurseur n'est plus du tout représenté.

Feuille. — Dans les premières feuilles qui suivent les cotylédons, le tissu précurseur n'est pas davantage représenté.

Il en est autrement pour la racine.

Racine. — Chaque radicelle, quel que soit l'ordre de sa formation, possède, au début, la même structure que la radicule, et le tissu précurseur y est semblable. Par la suite du développement, ce tissu s'atrophie, puis disparaît de la même manière que dans la radicule. Ce qui a été dit à propos de la radicule s'applique non seulement à toutes les ramifications issues de la radicule, mais encore à toutes les productions radiculaires d'origine adventive.

2° **Abies Pinsapo** (1).

Radicule. — Dans le méristème terminal de la radicule du Sapin Pinsapo, les premiers éléments différenciés sont les tubes sécréteurs dont nous avons parlé précédemment. Ensuite, ce sont les cellules qui vont donner les tubes précurseurs que l'on peut reconnaître parce qu'elles cessent de bonne heure de se cloisonner et acquièrent rapidement une taille supérieure aux autres éléments de la radicule.

Sur les coupes transversales, faites à quelques millimètres du sommet et observées directement, c'est-à-dire sans aucun traitement préalable, on voit, dans la région centrale, plusieurs grandes taches plus claires que le reste de la coupe. Ces taches sont formées par le phloème précurseur (*pp*, fig. 18).

Elles paraissent souvent un peu plus nettement délimitées vers l'intérieur que vers l'extérieur, car les éléments qui les constituent présentent avec les cellules du péricycle une différence de taille peu accusée, tandis qu'avec les cellules du phloème proprement dit la différence de taille est au début plus marquée. Ces taches sont d'autant plus claires que leurs éléments ont une taille plus grande, surtout dans le sens de

(1) Le Liber précurseur dans le Sapin Pinsapo, *Ann. des Sc. Nat.* VIII[e] série, t. XIX, p. 321.

leur longueur, parce qu'alors la coupe peut ne présenter aucune de leurs cloisons transversales et offrir par suite une transparence assez grande dans l'espace qui leur correspond.

Le nombre de ces taches claires est souvent de quatre, et la forme de chacune d'elles est alors peu allongée dans le sens tangentiel. Quand il y a cinq taches, c'est-à-dire cinq faisceaux de phloème précurseur, leur forme est presque circulaire, tandis qu'elle est très allongée tangentiellement quand leur nombre se réduit à trois seulement.

Pendant un certain temps, l'accroissement de leur taille et la transparence de leur contenu sont les seuls caractères auxquels on puisse reconnaître les éléments précurseurs qui deviennent, peu à peu, de véritables tubes.

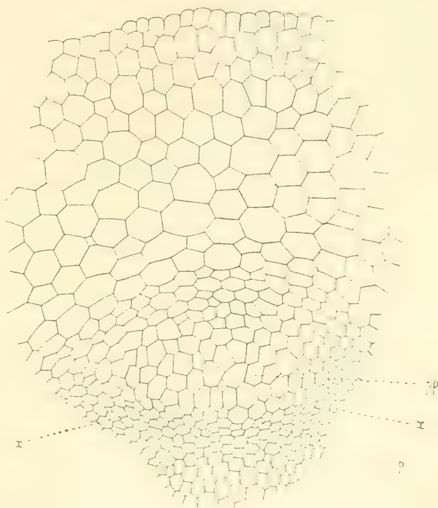


Fig. 18. — *Abies Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite au voisinage du sommet de la radicule. Les éléments du xylème *x* ne présentent encore aucune différenciation. Seuls les tubes précurseurs *pp* sont déjà reconnaissables par leur taille.

Sur les coupes longitudinales, ces tubes montrent leurs parois transversales disposées obliquement et paraissent semblables aux tubes que nous avons trouvés dans la radicule du *Thuia.* Mais au lieu de s'arrêter à ce stade de développement, ils poursuivent leur différenciation et bientôt la paroi des tubes externes se modifie, en de nombreux points, pour donner naissance à autant de cribles que l'on peut désormais mettre en évidence, à l'aide des réactions spéciales.

Sur la paroi vue de face, ces cribles se montrent comme

autant de petites plages se détachant nettement, par leur coloration foncée, sur le fond clair de la paroi. Ces plages ont une forme souvent circulaire et une taille petite, mais on peut observer, sur un même tube, de nombreuses variations dans leur forme ainsi que dans leurs dimensions. Elles correspondent à des portions épaissies de la membrane, pourvues de fines ponctuations dont le nombre est proportionnel à la grandeur des plages. En coupe transversale, ces cribles (*pp*, fig. 19) se présentent comme autant de petits mamelons faisant saillie de part et d'autre de la paroi et chaque saillie est arrondie sur ses bords, de façon à avoir son maximum d'épaisseur dans sa région centrale.

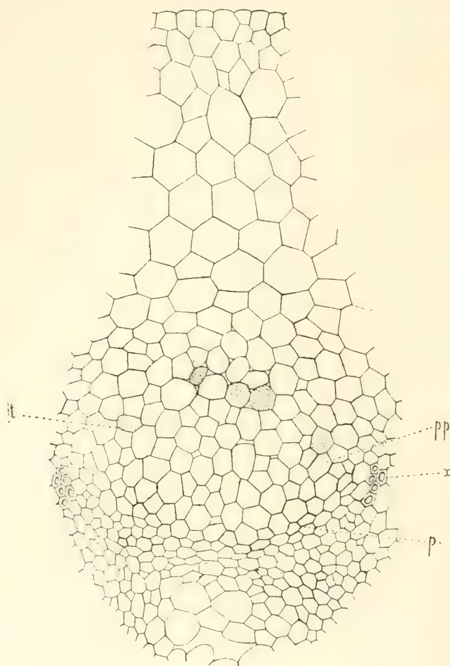


Fig. 19. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la radicule. État plus âgé que le précédent (fig. 18) *t*, tube sécréteur. Le phloème précurseur *pp* est épais et ses tubes présentent de nombreux épaississements de forme lenticulaire qui sont autant de petites plages criblées.

Les tubes précurseurs sont disposés dans chaque faisceau en assises irrégulières, au nombre de deux à quatre, formant ensemble un faisceau allongé dans le sens tangentiel, séparé latéralement de chaque faisceau ligneux (*x*, fig. 19) par deux assises de cellules et de l'endoderme, par un épais péricycle,

formé de trois à quatre assises, disposées aussi irrégulièrement et contenant un certain nombre de tubes sécréteurs (*t*, fig. 19).

Les tubes précurseurs externes possèdent des cribles moins nombreux et d'ordinaire moins distincts que ceux des tubes précurseurs internes. En outre, ils ne présentent ces cribles que sur leurs faces latérales et internes, leurs faces externes en étant dépourvues.

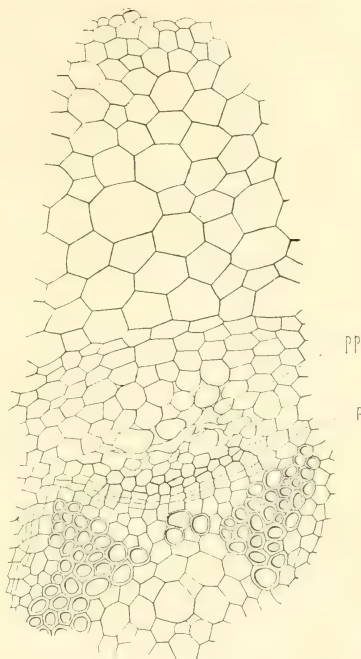


Fig. 20. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la radicule. État plus âgé que le précédent (fig. 19). Les tubes précurseurs *pp* sont en voie de résorption. En dedans du phloème primaire *p*, les formations secondaires sont représentées.

Les tubes précurseurs moyens et internes peuvent présenter des cribles sur toutes leurs faces, et l'on peut dire, en général, que les cribles sont d'autant plus développés qu'ils appartiennent à des tubes plus internes. Les parois terminales de ces tubes, disposées le plus souvent obliquement, comme nous l'avons déjà dit, et très rarement planes, sont d'ordinaire peu épaissies et uniformément ponctuées dans toute leur étendue. Toutefois, elles peuvent présenter des plages criblées épaissies assez semblables aux plages des parois longitudinales, surtout parmi les tubes précurseurs internes.

La différenciation du phloème précurseur dans cette plante est si grande que l'un de ses tubes internes peut ne présenter

avec le tube criblé qui lui fait suite aucune différence notable. Il se continue vers l'intérieur avec d'autres tubes plus étroits (*p*, fig. 19) pourvus de cribles nombreux qui représentent là le phloème proprement dit.

Ces tubes criblés sont disposés en deux assises irrégulières, en dedans desquelles les cellules qui doivent donner naissance aux formations secondaires commencent à se cloisonner (fig. 20).

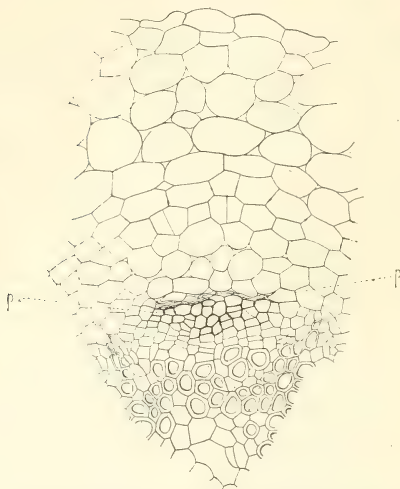


Fig. 21. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la radicule. État encore plus âgé que le précédent (fig. 20). Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire *p* n'est représenté que par des vestiges.

A un certain moment, chaque faisceau du phloème de la radicule se montre donc formé : d'une portion externe très épaisse ou phloème précurseur (*pp*, fig. 20), d'une portion moyenne peu épaisse, ou phloème proprement dit, ou phloème primaire (*p*, fig. 20), d'une portion interne ou phloème secondaire au début de son développement.

En suivant plus longtemps le développement de la radicule du Sapin Pinsapo, on constate que les tubes précurseurs perdent peu à peu leur turgescence et entrent en voie de régression.

Sous la poussée des formations secondaires qui se produisent rapidement, ces tubes se déforment, leurs parois se plissent (*pp*, fig. 20) et finissent par s'appliquer les unes contre les autres, formant ensemble une bande irrégulière qui, pendant un certain temps, persiste comme dernier vestige du phloème précurseur.

Plus tard, les membranes constituant cette bande sont elles-mêmes complètement résorbées, et dès lors il ne reste plus aucune trace de ce tissu (fig. 21).

Racine. — Si, au lieu de suivre le développement de la radicule, nous suivons le développement d'une radicelle issue directement de la radicule, nous retrouvons exactement les mêmes formations que nous venons de décrire et il en est ainsi pour une radicelle d'ordre quelconque ou d'origine quelconque. Il n'y a d'autres différences que celles résultant de la variation du nombre des faisceaux.

On peut donc dire que le phloème précurseur existe, au début du développement, dans la racine du Sapin Pinsapo, comme dans la racine du Thuia d'Orient et qu'il se présente en outre, dans ce Sapin, avec un grand développement et une différenciation remarquable.

Hypocotyle. — En faisant des coupes transversales, à un niveau quelconque, dans l'hypocotyle, on retrouve, sur les coupes observées sans traitement préalable, des taches claires correspondant au phloème précurseur. Ces taches tranchent même plus vivement sur le reste de la coupe que celles de la radicule, parce que les tubes précurseurs ont une taille plus grande que ceux de la radicule, et aussi parce que la plupart des autres cellules de la coupe sont bourrées de matières de réserve qui les rendent opaques.

Ces tubes précurseurs se continuent directement avec ceux de la radicule. Quand le nombre des faisceaux de l'hypocotyle égale le nombre des faisceaux de la radicule, chaque faisceau de l'hypocotyle est la continuation directe d'un faisceau de la radicule. En général, le nombre des faisceaux devient plus grand à mesure qu'on s'élève. Alors, l'un des faisceaux de phloème s'élargit à mesure qu'il s'élève, puis est continué par deux groupes de tubes qui se montrent séparés radialement, de façon à former chacun un faisceau en apparence distinct.

Si, par exemple, il y a quatre faisceaux dans la radicule et cinq faisceaux dans l'hypocotyle, trois de ces derniers seront la continuation directe de trois des faisceaux de la radicule, tandis que les deux autres seront chacun la continuation d'une moitié du quatrième faisceau radiculaire.

A la partie supérieure de l'hypocotyle, le nombre des faisceaux s'accroît encore, afin de devenir égal au nombre des cotylédons qui est de sept le plus souvent. Cet accroissement s'obtient de la même façon que précédemment, aussi le phloème précurseur s'étale, augmentant le nombre de ses éléments qui arrivent à occuper, au-dessous des cotylédons, une grande partie de la tige.

En s'élevant de la radicule vers les cotylédons, on constate qu'il se produit une différenciation progressive du phloème précurseur. On peut, à l'examen des figures 22, 23, qui représentent des portions de coupes transversales faites dans l'hypocotyle, au voisinage des cotylédons, voir quelle place est occupée par le phloème précurseur *pp*, et quelle est la grosseur de ses éléments.

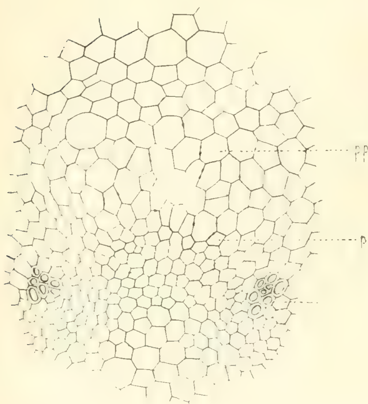


Fig. 22. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. État jeune. Le phloème précurseur présente de nombreuses plages criblées.

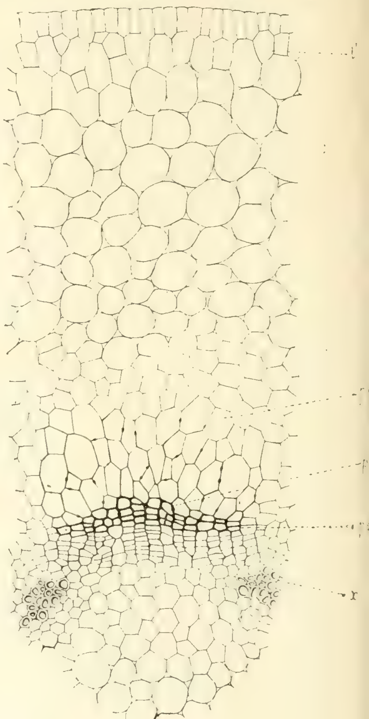


Fig. 23. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. Deuxième état. Le phloème précurseur est très différencié. En même temps, on voit en dedans du phloème primaire *p* le phloème secondaire p^2.

Ces derniers se distinguent des cellules du conjonctif qui les entourent, vers l'intérieur, par une plus grande dimension dans le sens radial. Comme dans la radicule, les tubes externes n'ont pas de cribles sur leurs faces externes, tandis que les autres tubes en possèdent d'ordinaire sur toutes leurs faces.

Vers l'intérieur, les tubes précurseurs (*pp*, fig. 22) communiquent avec les tubes criblés proprement dits (*p*, fig. 22) qui constituent le phloème primaire. Ce phloème primaire (*p*, fig. 23) est beaucoup moins étendu dans le sens tangentiel que le phloème précurseur. Les tubes criblés ont un diamètre

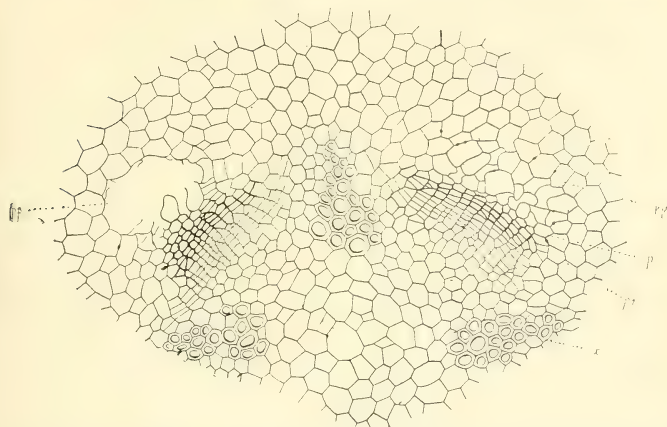


Fig. 24. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. Troisième état. A gauche, le phloème précurseur *pp* est détruit presque complètement et sa place est occupée par une lacune. A droite, les éléments du phloème précurseur commencent seulement à se déformer.

plus petit que les tubes précurseurs, mais la limite entre ces deux sortes de tubes est fort peu tranchée quand on les considère au point de vue de la différenciation criblée.

En dedans, se trouve le phloème secondaire, représenté déjà par plusieurs assises de cellules disposées en files radiales (p^2, fig. 23).

Le phloème précurseur de l'hypocotyle, après avoir acquis le maximum de différenciation qui correspond au stade représenté figure 23, entre en voie de régression et est finalement

résorbé complètement, de la manière décrite à propos de la radicule et avec plus de rapidité.

Souvent même, surtout dans les plantules qui ont eu à

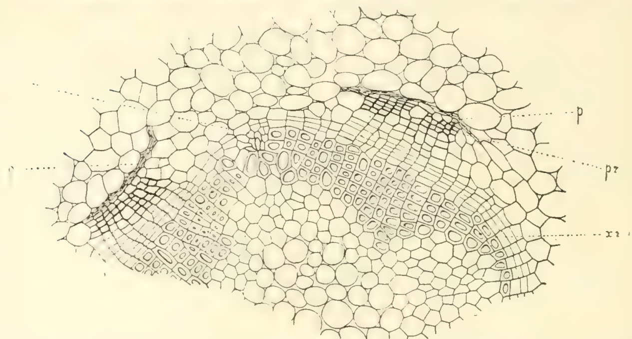


Fig. 25. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. Quatrième état. Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire est très réduit *p*. Les premiers vaisseaux *x* du xylème primaire sont en voie de résorption.

souffrir des conditions extérieures, le phloème précurseur est résorbé avant que les formations secondaires aient pris un grand développement. On trouve alors, à la place qu'il occupait auparavant, une grande lacune traversée par des sortes de trabécules formées par les débris de la paroi des tubes précurseurs (fig. 24). Plus tard, ces lacunes disparaissent, les tissus qui les bornent vers l'intérieur prennent peu à peu leur place sous la poussée des formations nouvelles et finalement les débris des tubes

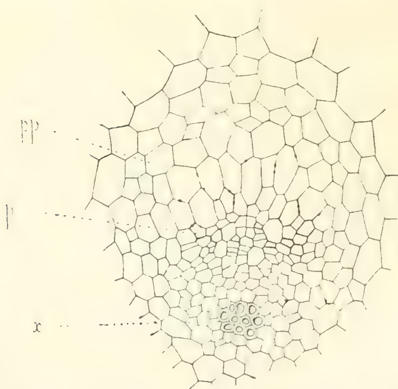


Fig. 26. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon. État jeune.

précurseurs eux-mêmes sont totalement résorbés (fig. 25).

Cotylédons. — Le phloème précurseur se continue, dans chaque cotylédon, par un faisceau qui, sur les coupes observées directement, se montre aussi sous forme d'une tache claire.

Ce tissu est parfois moins épais que dans l'hypocotyle et ses éléments sont de taille un peu plus faible, mais ils possèdent de nombreuses plages criblées (*pp*, fig. 26).

En dedans des tubes précurseurs, se différencient les tubes criblés qui constituent un phloème primaire (*p*, fig. 26) peu épais, tandis que le phloème secondaire, en dedans, est relativement développé et présente une différenciation plus rapide que dans l'hypocotyle (p^2, fig. 27).

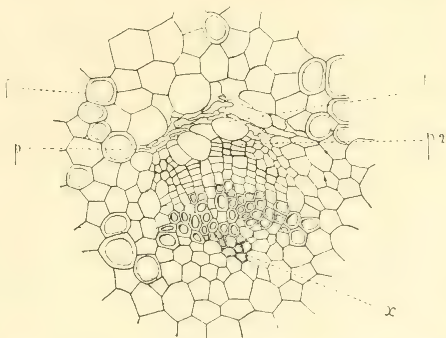


Fig. 27. — *A. Pinsapo.* — Portion de coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon. État plus âgé que le précédent (fig. 26). Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire est très réduit, *p*. *t*, tube sécréteur ; *f*, cellule sclérifiée ; *x*, premiers vaisseaux du xylème en voie de résorption.

Bien que dans les cotylédons ces formations secondaires aient un développement assez limité, il se produit néanmoins une résorption du phloème précurseur (fig. 27) qui finit par disparaître à la manière habituelle.

Au-dessus des cotylédons, le phloème précurseur n'est plus représenté ni dans la *tige* ni dans les *feuilles*. Les premiers éléments du phloème qui apparaissent se montrent en tout semblables aux tubes criblés; par conséquent, à partir des cotylédons, dans la tige aussi bien que dans les feuilles, c'est le phloème primaire qui apparaît d'emblée.

Dans les autres Conifères, le phloème précurseur est plus ou moins bien représenté, ses éléments sont plus ou moins différenciés, mais il se comporte, en général, de la manière

que nous venons de décrire. Quelquefois, il est si peu différencié qu'il persiste après la résorption du phloème primaire, et dans ce cas on peut être tenté de le rattacher au péricycle. Mais si l'on suit les modifications progressives que présentent les éléments tubulaires dans les différentes espèces, depuis le cas où ils ne présentent aucune modification spéciale de leur paroi jusqu'au cas où ils sont pourvus de nombreux cribles, on est conduit à les rattacher au phloème dans tous les cas.

En résumé, le phloème précurseur est un tissu essentiellement transitoire qui est résorbé complètement, peu après sa différenciation, dans toutes les parties où il se montre et qui, dans les autres parties, ne paraît même pas, se trouvant supprimé par suite d'une accélération dans le développement.

Si l'on met à part la racine qui n'a pas perdu son caractère primitif, on peut même considérer le phloème précurseur comme un tissu embryonnaire qui atteint son maximum pendant les premières phases du développement de la plante après lesquelles il disparaît.

PHLOÈME TRANSITOIRE.

Les autres éléments qui constituent le phloème peuvent aussi être transitoires. A propos du Thuia et du Sapin, nous avons déjà indiqué que les tubes criblés sont résorbés à la suite des tubes précurseurs.

Nous allons montrer, par un autre exemple, que le phloème proprement dit, ou phloème primaire, peut être aussi complètement résorbé, après un temps assez court. Nous prendrons encore une Conifère dans laquelle se retrouve le phloème précurseur et, comme dans les cas précédents, nous allons suivre le développement des différentes parties qui composent le phloème.

CRYPTOMERIA JAPONICA.

Radicule. — La radicule possède d'ordinaire trois faisceaux criblés qui se composent du phloème précurseur (*pp*, fig. 28), comprenant une à deux assises irrégulières de tubes dont la

taille est peu supérieure à celle des cellules sous-endodermiques. Toutefois, certains de ces tubes précurseurs, surtout ceux qui se trouvent dans la région moyenne de chaque faisceau, ont leur diamètre radial notablement supérieur à leur diamètre tangentiel. Leur paroi est mince et sans différenciation appréciable.

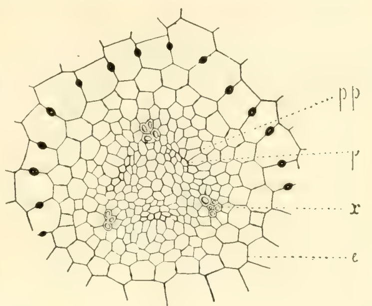


Fig. 28. — *Cryptomeria japonica.* — Portion de coupe transversale faite au voisinage du sommet de la radicule. Les tubes précurseurs *pp* ont une différenciation peu marquée. L'assise sus-endodermique a des cadres d'épaississement très développés.

En dedans du phloème précurseur se montrent les tubes criblés, qui sont de taille beaucoup plus étroite (*p*, fig. 28) et possèdent, à l'âge représenté, une certaine différenciation de leur paroi (fig. 28).

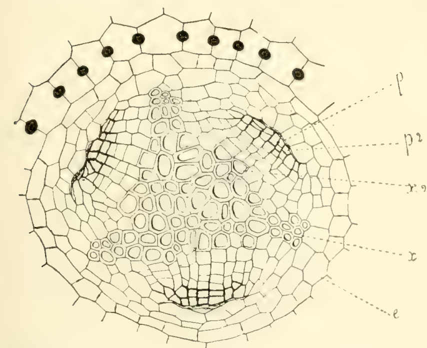


Fig. 29. — *C. japonica.* — Portion d'une coupe transversale faite au-dessus de la précédente (dans la radicule). Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire n'est plus représenté que par quelques vestiges de ses membranes *p*.

A ce moment, les vaisseaux (*x*, fig. 28) sont déjà bien différenciés ; leurs parois, complètement lignifiées, sont fortement épaissies. Ils sont au nombre de quatre à six dans chaque faisceau ligneux (fig. 28).

Les plissements endodermiques sont déjà accusés (*e*, fig. 28), et l'assise sus-endodermique offre un cadre d'épaississement fortement développé.

Ensuite, les premiers tubes criblés achèvent leur différen-

ciation et, en dedans d'eux, les cellules se cloisonnent pour donner naissance aux formations secondaires.

Les tubes précurseurs s'atrophient peu à peu, puis disparaissent, après résorption complète.

Les premiers tubes criblés, à leur tour, subissent une régression ; ils s'aplatissent sous la poussée des formations nouvelles, et bientôt il ne reste plus que leurs membranes formant ensemble une ligne d'épaississement (*p*, fig. 29) entre le péricycle et le phloème secondaire (p^2, fig. 29).

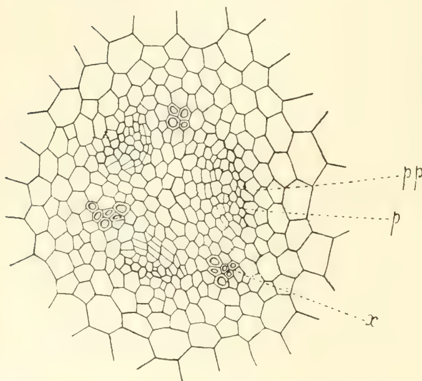


Fig. 30. — *C. japonica.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. État jeune.

Enfin, les membranes elles-mêmes, qui représentaient le phloème primaire, sont complètement résorbées, et dans la radicule il ne reste plus, à partir de ce niveau, que du phloème secondaire. Tous les tubes criblés primaires ont donc une existence transitoire comme les tubes précurseurs eux-mêmes.

Hypocotyle. — Dans la portion inférieure de l'hypocotyle, la disposition des faisceaux criblés et des faiceaux ligneux demeure la même que dans la radicule. Mais dans sa portion supérieure, les tubes précurseurs (*pp*, fig. 30) ne présentent plus l'élargissement radial qu'ils offrent dans la radicule ; ils passent graduellement à la taille et à la différenciation des tubes criblés proprement dits.

Il convient de remarquer qu'on ne constate aucune différenciation qui puisse faire distinguer une assise correspondant à l'endoderme, pas plus qu'à l'assise à cadre sus-endodermique qui était si nettement différenciée dans la radicule.

La marche du développement s'accomplit d'ailleurs de la même façon que dans la radicule. On voit le phloème précurseur s'atrophier, puis disparaître complètement. Les tubes criblés (*p*, fig. 30) qui leur font suite s'atrophient à leur tour, puis disparaissent, de sorte que, comme dans la radicule, on ne trouve plus bientôt que des éléments criblés d'origine secondaire (p^2, fig. 31). Ainsi, le phloème primaire tout

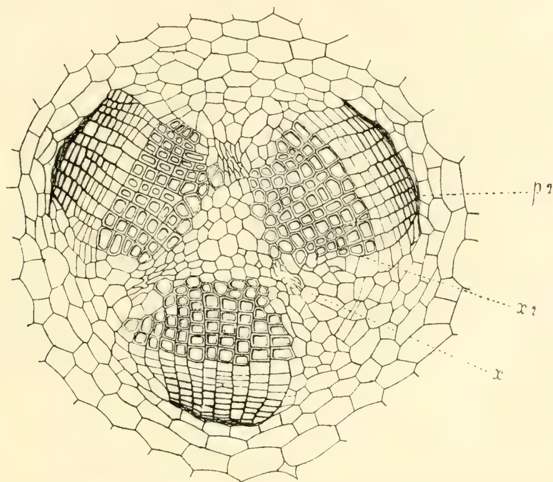


Fig. 31. — *C. japonica.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. État plus âgé que le précédent. Le phloème précurseur a disparu. Le phloème primaire a dieparu aussi complètement. Les premiers vaisseaux *x* du xylème sont aussi en voie de disparition.

entier a une existence absolument transitoire, aussi bien dans l'hypocotyle que dans la radicule.

La durée du phloème primaire est d'autant plus courte, d'ailleurs, qu'on considère un niveau plus éloigné de la radicule. Ainsi, à la partie supérieure de l'hypocotyle, il n'y a déjà plus trace de ce tissu, alors qu'il est encore bien conservé à sa base.

XYLEME TRANSITOIRE.

Le phloème n'est pas la seule partie du système conducteur qui présente des éléments transitoires : le xylème offre aussi des éléments transitoires, et si nous n'avons pas encore signalé leur disparition, c'est que, dans les exemples précédents, cette disparition a lieu après la résorption du phloème primaire.

Ainsi, dans le *Cryptomeria japonica* on peut constater que les premiers vaisseaux (*v*, fig. 29) sont encore bien conservés alors que le phloème primaire a disparu. Toutefois, si ces premiers vaisseaux sont bien conservés dans la radicule et à la base de l'hypocotyle, par contre, au voisinage des cotylédons, ils sont déjà en voie de résorption (*v*, fig. 31) et ne tarderont pas à disparaître. Cela nous montre que pour les vaisseaux, aussi bien que pour les tubes criblés, la marche du développement est plus rapide au sommet de l'hypocotyle qu'à sa base.

En général, la disparition des premiers éléments du phloème a lieu plus rapidement que la disparation des premiers éléments du xylème, et tous les exemples étudiés jusqu'ici confirment cette règle.

Mais l'inverse peut se produire, et dans un certain nombre de plantes la résorption et la disparition totale des premiers vaisseaux a lieu alors que les premiers tubes criblés semblent persister encore. En particulier, il en est ainsi dans les *Datura*, *Atropa*, où le développement s'effectue à peu près de la même manière que dans le *Lycopersicum* où nous allons le décrire brièvement.

Lycopersicum esculentum. — Dans la plantule on trouve, au début, deux faisceaux de xylème qui, à la base de l'hypocotyle, sont formés chacun de plusieurs vaisseaux disposés en file radiale, et deux faisceaux de phloème alternes, formés de tubes criblés plus étroits que les cellules de phloème qui les séparent.

Vers le milieu de l'hypocotyle, les deux faisceaux vasculaires se continuent sans grande modification, tandis que les faisceaux criblés sont continués chacun par deux faisceaux criblés

(*p*, fig. 32) séparés l'un de l'autre et correspondant eux-mêmes chacun à un cotylédon différent.

En dedans de ces derniers groupes d'éléments criblés, se montrent d'autres tubes criblés qui proviennent d'un cloisonnement spécial de certaines cellules du conjonctif. Ces derniers tubes criblés (*po*, fig. 32) représentent les éléments que l'on a désignés sous le nom de liber interne ou de tubes extra-libériens. Ces tubes criblés *surajoutés* apparaissent après les premiers tubes criblés ordinaires, après même que les premiers

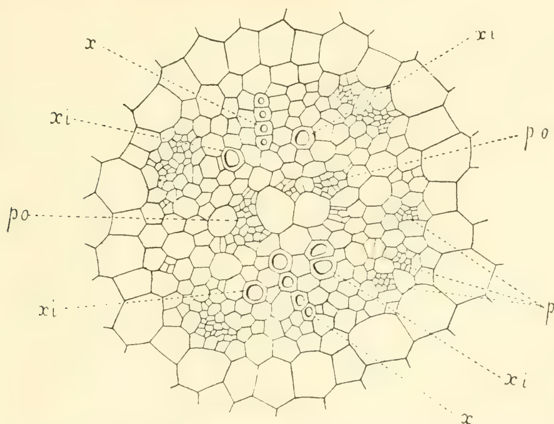


Fig. 32. — *Lycopersicum exculentum*. — Portion de coupe transversale faite dans la région moyenne de l'hypocotyle. État peu âgé. *xi*, vaisseaux intermédiaires différenciés après les vaisseaux alternes *x* ; *po*, tubes criblés surajoutés ; *p*, phloème primaire.

vaisseaux ont subi leur différenciation. Ils n'existent pas dans la radicule. C'est à la base de l'hypocotyle qu'ils apparaissent. Ils se montrent d'abord au voisinage interne des éléments criblés ordinaires, puis, à mesure qu'on s'élève dans l'hypocotyle, ils se trouvent de plus en plus éloignés des premiers tubes criblés ordinaires et occupent une partie de la région centrale (*po*, fig. 32). Le développement se poursuivant, de nouveaux vaisseaux, ou vaisseaux intermédiaires (*xi*, fig. 32), se différencient de part et d'autre des premiers vaisseaux ou vaisseaux alternes (*x*, fig. 32).

Après la différenciation de ces vaisseaux intermédiaires, on voit d'autres vaisseaux se lignifier à leur tour (*xs*, fig. 33) et en dehors de ces nouveaux vaisseaux, ou vaisseaux superposés, quelques cellules commencent à se cloisonner.

Pendant que cette marche se poursuit, les premiers vaisseaux différenciés, ou vaisseaux alternes (*x*, fig. 32), se résorbent et disparaissent (fig. 33).

Ensuite, les vaisseaux intermédiaires (*xi*, fig. 33) entrent

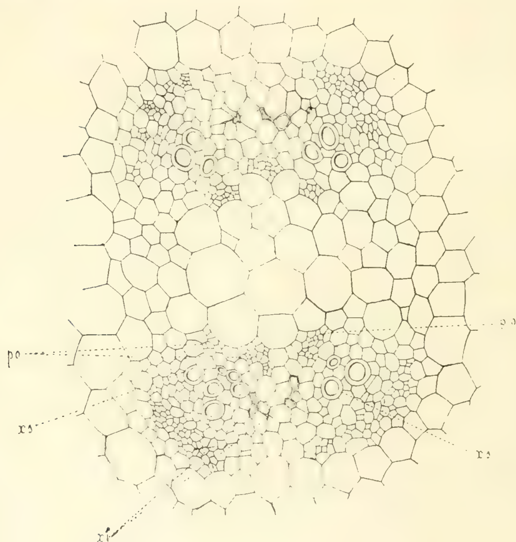


Fig. 33. — *L. exculentum.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle d'une plantule un peu plus âgée que la précédente (fig. 32). Les vaisseaux alternes ont disparu; les vaisseaux intermédiaires *xi* sont en voie de résorption; *xs*, vaisseaux superposés différenciés après les vaisseaux intermédiaires; *po*, tubes criblés surajoutés.

en voie de régression. Plus tard, tous les vaisseaux intermédiaires eux-mêmes ont disparu, de sorte que les vaisseaux superposés seuls subsistent.

Ainsi, dans cette plante, c'est le xylème qui subit une réduction considérable, tandis que les premiers tubes criblés ne sont pas encore résorbés.

Par suite de la différenciation des vaisseaux superposés, les tubes criblés surajoutés (*po*, fig. 33) se trouvent maintenant séparés des tubes criblés ordinaires, dans la portion supérieure de l'hypocotyle. C'est cette position qu'ils offrent désormais dans les parties nouvelles que produit la plantule.

PHLOÈME ET XYLÈME TRANSITOIRES DANS LA PLANTE ADULTE.

Tous les exemples cités jusqu'ici étaient destinés à montrer l'existence d'éléments conducteurs transitoires dans les premières phases du développement de la plante ou dans la plantule.

Désireux de montrer aussi l'existence d'éléments conducteurs transitoires dans les phases ultérieures du développement, nous allons choisir des exemples où la constatation que nous proposons de faire est rendue évidente par le changement d'aspect du système conducteur que produit la disparition des éléments transitoires eux-mêmes.

Abies bracteata. — Considérons la *feuille* d'un Sapin (*Abies bracteata*) (1) adulte, et étudions le développement de cette feuille. Afin d'avoir des feuilles très jeunes, il convient de s'adresser à des pousses encore à demi enfermées par les écailles du bourgeon.

Au début, sur les coupes transversales, on voit un îlot circulaire qui se distingue du parenchyme environnant par la taille plus petite de ses cellules.

Il constitue ce qu'on a désigné depuis longtemps sous le nom de cordon de procambium. De part et d'autre de ce cordon qui occupe la région centrale, on peut voir, au voisinage du bord de la feuille, un canal sécréteur déjà bien caractérisé.

D'abord disposées sans orientation définie, les cellules du cordon procambial se divisent dans différentes directions, mais bientôt leur cloisonnement prend une orientation régulière, et

(1) Origine secondaire du double faisceau foliaire chez les Sapins et les Pins. *Ann. des Sc. Nat.* VIIIe série, t. XIX, p. 335.

les cellules nouvelles ainsi formées se disposent en files sensiblement parallèles.

Pendant ce temps, la différenciation des premiers tubes criblés se produit. Ces tubes sont situés au milieu de la face inférieure du cordon procambial (*p*, fig. 34). Très rapidement, de nouveaux tubes criblés se différencient au-dessus des premiers. Ces nouveaux tubes sont formés aux dépens des cellules disposées en files radiales et l'on a bientôt quatre à cinq assises de tubes criblés bien différenciés, dont les derniers au moins appartiennent aux formations secondaires.

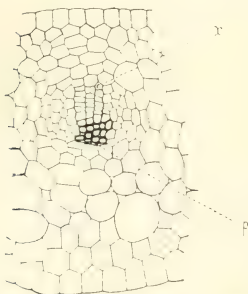


Fig. 34. — *Abies bracteata.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne d'une feuille. État très jeune.

Ces premiers tubes criblés ont une durés très éphémère. A peine ont-ils acquis leur maximum de différenciation que déjà ils entrent en voie de régresssion. La succession des diverses phases de leur évolution s'effectue si rapidement qu'elle peut être achevée avant que le premier vaisseau ait commencé à se différencier et qu'on puisse le reconnaître avec certitude.

C'est seulement un peu plus tard que ce premier vaisseau subit sa différenciation et qu'on peut le distinguer (*x*, fig. 34) à la face supérieure du cordon de procambium qui est devenu désormais un faisceau cribro-vasculaire.

Dans beaucoup de cas, ce premier vaisseau paraît nettement provenir d'une cellule issue d'un cloisonnement secondaire, car il occupe l'extrémité supérieure d'une de ces files parallèles qui ont pris naissance aux dépens du cordon procambial.

On a alors une disposition telle que celle représentée figure 34. Un certain nombre de files d'éléments secondaires occupent la région centrale du faisceau, tandis que, de part et d'autre, le parenchyme ne montre encore aucune orientation particulière, bien que ses cellules se soient multipliées pour suivre l'accroissement de la région centrale. A la face inférieure du

faisceau, les premiers tubes criblés, en voie de résorption, forment ensemble une bande d'épaississement en dehors des tubes criblés demeurés actifs.

Le développement se poursuivant, les cellules situées au contact du premier vaisseau, latéralement, se différencient à leur tour, et l'on a bientôt plusieurs vaisseaux formant un seul groupe opposé au groupe, également unique, formé par les tubes criblés. Les cellules situées de part et d'autre des files médianes subissent un cloisonnement orienté de façon à donner de nouvelles files parallèles aux précédentes, auxquelles elles s'ajoutent, et l'on a maintenant une douzaine de files cellulaires parallèles, dans le faisceau ainsi élargi (fig. 35).

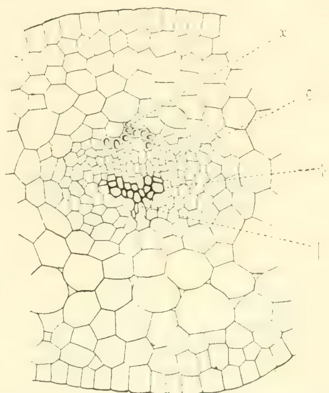


Fig. 35. — *A. bracteata.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne de la feuille. État plus âgé que le précédent (fig. 34). Le phloème primaire, en partie disparu, a sa place occupée par une lacune *p*; *o*, cellule secondaire qui grandit sans se cloisonner et sans se différencier en tube criblé.

Tandis que les cellules situées à l'extrémité supérieure de ces files se différencient en vaisseaux, les cellules situées à leur extrémité inférieure se différencient en tubes criblés. Cette différenciation se fait d'ailleurs de proche en proche, à partir de la ligne médiane du faisceau, de telle sorte que l'on a, à une certaine phase du développement, une largeur correspondant à six files, par exemple, pour le xylème, et à huit files pour le phloème.

La résorption du phloème se poursuit d'ailleurs pendant que le nombre de ses éléments s'accroît ainsi. Après la disparition complète des premiers tubes criblés, on assiste à la résorption des tubes qui les suivent et qui disparaissent de la même manière. C'est comme cela que la masse primitive des tubes criblés, qui offraient leur maximum de différenciation à

un stade précédent (fig. 34), se trouve maintenant remplacée par une lacune de forme irrégulière (*p*, fig. 35) bordée par des débris de membrane encore incomplètement digérés.

A partir d'un certain moment, les files cellulaires médianes (*o*, fig. 36) cessent de se cloisonner, et leurs cellules continuent de s'accroître sans se différencier, soit en tubes criblés, soit

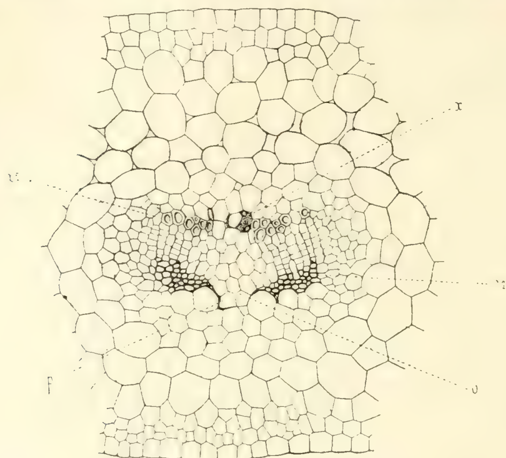


Fig. 36. — *A. bracteata.* — Portion de coupe transversale faite dans la région moyenne de la feuille. État encore plus âgé que le précédent (fig. 35). Le phloème primaire n'est plus représenté que par des restes de membranes *p*; les deux portions du phloème secondaire p^2 primitivement unique sont séparées par les cellules secondaires *o*, encore non différenciées. Les premiers vaisseaux du xylème ont disparu; le xylème primaire tout entier *x* est en voie de résorption.

en vaisseaux. Par suite, le xylème, dans sa région médiane, va cesser de s'épaissir, et il en sera de même du phloème. Comme la résorption des tubes criblés les plus anciens se poursuit toujours, il arrive que, dans cette région médiane, tous ont disparu, ne laissant, pendant quelque temps, d'autre trace qu'une ligne d'épaississement de forme très irrégulière (*p*, fig. 36) produite par l'accumulation des portions incomplètement digérées de leurs membranes. Cette bande unit encore l'une à l'autre les deux portions latérales du phloème, mais, quand elle-même disparaît, ces deux portions latérales se trouvent complètement séparées.

Les files cellulaires situées de part et d'autre des files médianes continuent à multiplier leurs cellules qui se différencient en xylème à leur partie supérieure, en phloème à leur partie inférieure. Par les progrès du développement, de nouvelles files cellulaires se sont ajoutées aux précédentes, de part et d'autre, élargissant de façon progressive le faisceau qui, à un moment donné, comprend plus de vingt de ces files parallèles.

Les files cellulaires nouvelles se comportent comme les précédentes et se différencient de proche en proche, vers le haut en xylème, vers le bas en phloème, de telle sorte que ces deux tissus ont maintenant une grande largeur. Si leur largeur augmente ainsi progressivement, il n'en est pas de même de leur épaisseur, surtout en ce qui concerne le phloème, par suite de la disparition des nombreux éléments qui n'ont eu qu'une existence transitoire.

A mesure que s'achève la résorption du phloème médian, on voit les cellules voisines du conjonctif prendre peu à peu sa place, de telle sorte que ce sont ces cellules qui séparent les deux portions latérales du phloème, en même temps qu'elles établissent la continuité entre le parenchyme secondaire médian et le conjonctif inférieur. Il s'établit de même une continuité entre le parenchyme médian secondaire et le conjonctif situé au-dessus du xylème, car les deux portions du xylème deviennent séparées l'une de l'autre de la même façon qu'ont été séparées les deux portions du phloème.

En effet, les vaisseaux les plus anciens (x, fig. 36) s'atrophient, puis disparaissent, et comme dans la région médiane les cellules ont cessé de se multiplier, il en résulte que les vaisseaux disparus ne sont pas remplacés par des vaisseaux nouveaux et bientôt il n'en reste plus, leur place se trouvant occupée par les cellules du parenchyme médian qui séparent par suite le xylème en deux parties.

Dans la suite du développement, la séparation des deux portions latérales du faisceau ne fait que s'accentuer. Les files des cellules situées de part et d'autre des cellules médianes, cessent à leur tour de multiplier leurs éléments qui demeurent longtemps à l'état de parenchyme, augmentant la

largeur de la bande médiane qui sépare les deux groupes cribro-vasculaires.

Plus tard encore, cette bande médiane se sclérifie, ainsi que la portion de conjonctif qui entoure immédiatement le faisceau, formant avec lui un tissu qui paraît avoir même nature. Aussi, certains auteurs, étudiant exclusivement sans doute les feuilles adultes, ont regardé l'ensemble de ce tissu sclérifié comme ayant la même origine. Pour eux, une portion du conjonctif périphérique pénétrait, à la façon d'un coin, entre les deux moitiés du faisceau, à mesure que se produit la bifurcation de ce faisceau et donnait naissance à cette bande médiane.

On voit, par ce qui précède, ce qu'on doit penser de la feuille de Sapin et comment cette apparence d'un double faisceau foliaire est réalisée.

C'est parce que les files médianes du faisceau cessent rapidement de produire des éléments secondaires, alors que les files latérales continuent longtemps à former de nouveaux éléments de phloème et de xylème, que la disparition des premiers tubes criblés et des premiers vaisseaux est rendue si facile à constater.

En effet, ces éléments, n'étant pas renouvelés par les formations secondaires, disparaissent, laissant leur place envahie par le parenchyme. Au contraire, là où les éléments se renouvellent sans cesse, la disparition des plus anciens se trouve masquée par la venue des nouveaux qui se mettent à leur place, comme cela a lieu pour les parties latérales du faisceau, où de nombreux éléments, tant criblés que vasculaires, sont résorbés et disparaissent, sans que le xylème et le phloème diminuent d'épaisseur, grâce à la différenciation incessante des éléments nouveaux. C'est en raison de cette particularité que nous avons choisi la feuille de ce Sapin comme exemple de tissus conducteurs transitoires existant dans une plante adulte.

On peut d'ailleurs prendre toute autre espèce de Sapin possédant ainsi, à l'état adulte, un faisceau foliaire dédoublé; on trouvera que ce prétendu dédoublement est obtenu par le même procédé. C'est ce que nous avons vérifié notamment dans

A. cilicica, *A. numidica*, *A. brachyphylla* et *A. Pinsapo*.

Nous allons rencontrer le même mode de disparition des premiers éléments conducteurs, dans un autre genre, voisin du précédent.

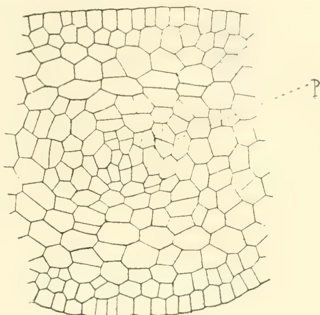


Fig. 37. — *Abies Pinea*. — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne de la feuille. Premier état. P, cordon de procambium.

Pinus pinea. — Dans la feuille de *Pinus Pinea* (1) le cordon de procambium a, au début, une section à peu près circulaire (P, fig. 37). A la face inférieure de ce cordon se différencient très tôt plusieurs tubes criblés (*p*, fig. 38), tandis que les cellules situées immédiatement au-dessus de ces tubes criblés se divisent pour donner naissance à de nouvelles cellules qui se disposent en files régulières, prenant ainsi l'aspect caractéristique des formations secondaires (*o*, fig. 38). De nouveaux tubes criblés se différencient au-dessus des précédents et leur nombre augmente à chaque assise nouvelle. Ces assises nouvelles sont disposées en forme d'arcs réguliers. Ici, comme chez les Sapins, les premiers tubes criblés ont une très courte

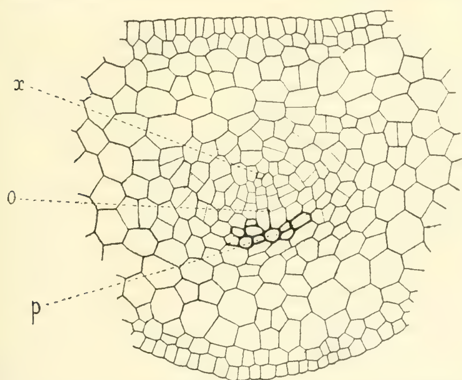


Fig. 38. — *P. Pinea*. — Portion de coupe transversale faite dans la région moyenne de la feuille. Deuxième état. O, cellules d'origine secondaire.

(1) *Loc. cit.*, p. 341.

durée et ils entrent en voie de régression quand le premier vaisseau commence à se différencier. Ce premier vaisseau (*x*, fig. 38) est situé au milieu du bord supérieur du faisceau et correspond au centre des cercles concentriques dont les assises de tubes criblés représentent les arcs.

Les cellules situées de part et d'autre de ce premier vaisseau et au-dessous de lui se différencient ensuite, de proche en proche, pour donner autant de nouveaux vaisseaux qui forment ensemble un groupe unique médian. Entre ce groupe vasculaire et les arcs criblés, le nombre des files cellulaires s'accroît rapidement, aux dépens des cellules situées de part et d'autre. Ces files sont disposées comme autant de rayons partant du groupe ligneux, à la façon des lames d'un éventail ouvert (fig. 39, 40).

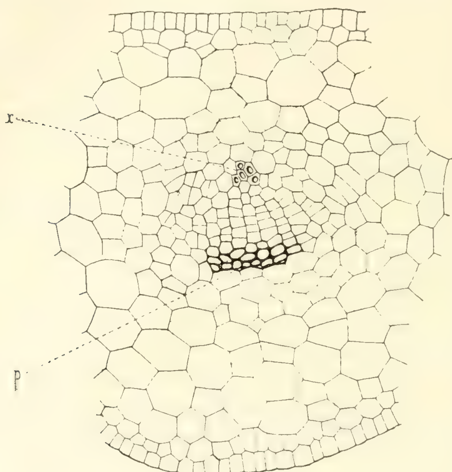


Fig. 39. — *P. Pinea.* — Portion d'une coupe transversale faite dans la région moyenne d'une feuille. Troisième état. *p*, phloème primaire en voie de régression. Le faisceau cribro-vasculaire est nettement indivis.

A un moment donné, il y a, entre le dernier vaisseau et le dernier tube criblé de la file médiane, cinq à six cellules qui vont cesser de se diviser, mais continuent à croître de façon à devenir plus grandes que les autres.

A partir de ce moment, la résorption des tubes anciens se continuant, le phloème s'amincit dans sa région médiane qui n'est plus renforcée par l'apport de tubes criblés nouveaux, et bientôt il ne subsiste plus, en ce point, que sous forme

d'une ligne irrégulièrement épaissie (*p*, fig. 40) unissant encore ses deux portions latérales.

L'arrêt de cloisonnement frappe ensuite la file située à droite et la file située à gauche de la file médiane. Les cellules de ces deux files s'accroissent à leur tour, formant avec les cellules de la file médiane une bande de parenchyme qui se continue directement avec le parenchyme inférieur au faisceau,

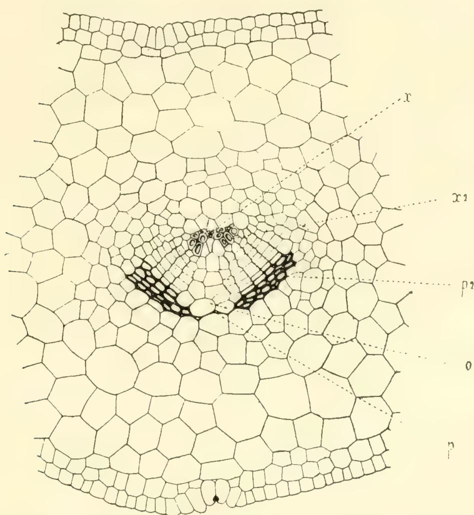


Fig. 40. — *P. Pinea.* — Portion de coupe faite dans la région moyenne de la feuille. Quatrième état. *p*, bande de phloème primaire incomplètement résorbé ; *o*, cellules d'origine secondaire séparant l'un de l'autre les deux groupes de phloème secondaire p^2.

après que les tubes criblés correspondant à leurs files respectives ont été complètement résorbés.

Quand cette modification du phloème est réalisée, on voit une modification semblable se produire du côté du xylème. Ce sont également les vaisseaux les plus anciens qui se résorbent en premier lieu. Par conséquent, c'est d'abord le vaisseau médian et supérieur, puis les vaisseaux qui le suivent, de telle sorte que bientôt les vaisseaux correspondant à la file médiane sont en voie de régression et forment ensemble une bande

mince (x, fig. 40) qui relie encore les deux portions latérales du xylème. La résorption des vaisseaux médians devenant complète, les deux portions latérales du xylème (x^2, fig. 41) deviennent séparées l'une de l'autre par des cellules de parenchyme qui ont pris peu à peu la place des vaisseaux disparus.

Ce sont surtout les cellules provenant des files radiales, c'est-à-dire des cellules d'origine secondaire, qui, en s'accroissant et sous la poussée des formations nouvelles latérales, prennent ainsi cette place. Désormais la bande médiane de

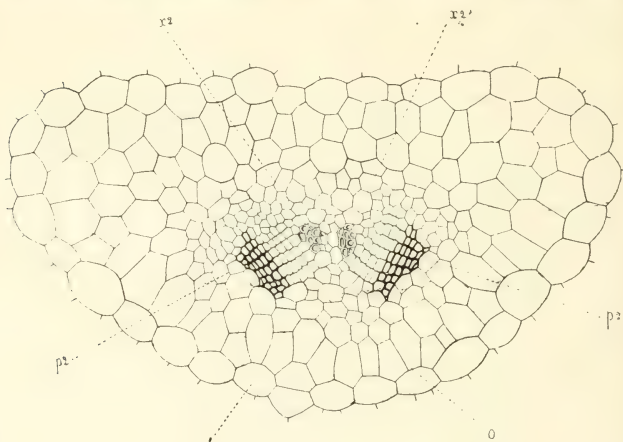


Fig. 41. — *P. Pinea.* — Portion de coupe faite dans la région moyenne d'une feuille. Cinquième état. Les deux faisceaux cribro-vasculaires sont maintenant séparés; *e*, assise qui commence à se différencier en endoderme.

parenchyme (*o*, fig. 41) est continue en haut et en bas avec le conjonctif entourant le faisceau.

De nouveaux vaisseaux s'atrophient et disparaissent, entraînant, par leur disparition, l'élargissement de la bande de parenchyme qui sépare les deux groupes ligneux. Mais l'avance prise par le phloème se maintient et la séparation des deux groupes de phloème s'accentue plus rapidement que celle des groupes de xylème. Il en résulte que les deux groupes cribro-vasculaires ainsi séparés prennent l'aspect de deux faisceaux foliaires de plus en plus divergents.

Dans cette feuille, le nombre des tubes criblés et des vaisseaux transitoires est très grand, car il s'accroît pendant la plus grande partie de l'existence de la feuille. Ici, comme dans le Sapin, les modifications subies par le faisceau, du fait de la disparition des éléments conducteurs, ne sont plus aussi frappantes, dans la suite du développement; mais au début elles sont tout à fait caractéristiques, puisqu'elles consistent en un changement non seulement dans la forme, mais aussi dans le nombre des faisceaux de la feuille.

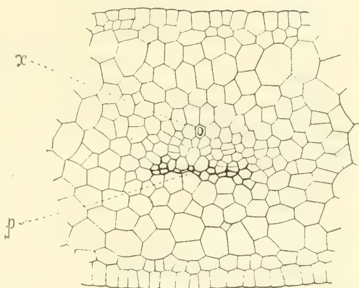


Fig. 42. — *Pinus sylvestris*. — Portion d'une coupe transversale de la feuille, dans sa région moyenne. État très jeune. *p*, phloème primaire déjà en voie de résorption dans sa portion médiane.

Cette particularité existe dans les autres espèces du genre qui possèdent un double faisceau foliaire à l'état adulte, même dans le cas où les faisceaux sont, dans la feuille adulte, très écartés l'un de l'autre, comme dans le Pin sylvestre, par exemple.

Pinus sylvestris (1). — En rapport avec le très grand écartement des deux groupes cribro-vasculaires, on observe une disparition très précoce des éléments conducteurs médians, ce qui produit très tôt une séparation du phloème et du système en deux groupes latéraux. Il faut des feuilles excessivement jeunes pour constater la présence d'un faisceau de phloème unique et médian. Il est constitué, au début, par une seule assise de tubes criblés (*p*, fig. 42) qui commencent à s'atrophier dès qu'on peut mettre en évidence leur différenciation. Aussi, quand ces tubes criblés médians ont disparu, le phloème se montre séparé en deux groupes, la marche du développement étant accélérée par rapport aux plantes précédentes.

La modification du xylème étant toujours plus tardive que celle du phloème, on peut constater aisément l'existence d'un premier vaisseau situé exactement au milieu de la face supé-

(1) *Loc. cit.*, p. 347.

rieure du faisceau (x, fig. 42). D'autres vaisseaux se différencient ensuite, de part et d'autre, et au-dessous du premier. On voit un groupe vasculaire indivis occuper, pendant un certain temps, le milieu de la face supérieure du faisceau, alors que les deux portions latérales du phloème sont déjà écartées l'une de l'autre par suite de la résorption de tous les tubes criblés qui les unissaient primitivement.

Ensuite, les premiers vaisseaux se résorbent, puis disparaissent, les vaisseaux plus anciens qui les suivent disparaissent de même, et comme, pendant ce temps, de nouveaux vaisseaux se sont différenciés, aux dépens des formations secondaires, ces nouveaux vaisseaux subsistent seuls et forment maintenant deux groupes séparés l'un de l'autre par du parenchyme qui a pris la place occupée d'abord par les vaisseaux transitoires.

Le développement se poursuit de la même façon que dans le *Pinus Pinea*. A mesure que les éléments criblés et vasculaires disparaissent, de nouveaux éléments criblés et vasculaires se différencient, aux dépens des formations secondaires; seulement il y a une accélération plus grande dans sa marche qui se traduit par un écartement plus grand des parties latérales du système conducteur.

DE LA FRÉQUENCE DES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS TRANSITOIRES.

Nous pourrions décrire un grand nombre d'autres cas, dans le but de montrer la fréquence des éléments conducteurs transitoires, aussi bien dans les plantes adultes que dans les plantules. Nous croyons devoir nous borner, dans ce mémoire, à l'énumération des différents exemples déjà publiés, dans des notes destinées à signaler les types principaux que l'on peut distinguer dans le développement du système conducteur des végétaux.

Ayant emprunté au groupe des Conifères plusieurs exemples, nous n'insisterons pas sur la place considérable que les éléments transitoires tiennent dans leur système conducteur.

Rappelons seulement qu'ils fournissent à l'histologie générale un chapitre nouveau à ajouter à l'histoire du tissu criblé,

sous le nom de tissu criblé précurseur ou *Phloème précurseur*.

Parmi les Dicotylédones, nous avons pris pour point de départ de nos recherches, les plantules de Radis (*Raphanus sativus*) (1), dans lesquelles les éléments conducteurs transitoires sont de facile observation dans toute la longueur de l'hypocotyle et même dans la base des cotylédons.

Le Haricot (*Phaseolus vulgaris*) (2) offre un exemple très différent, en ce que les premiers éléments conducteurs transitoires, qui chez le Radis persistaient jusque dans les cotylédons, disparaissent dès la base de son hypocotyle, en raison d'une accélération très grande dans son développement.

Dans beaucoup de Labiées, ces éléments transitoires primitifs s'observent plus facilement encore que dans le Radis. Tel est le cas du *Lamium album* (3), où une sur certaine longueur de la base du cotylédon leur succession peut être constatée aussi nettement que dans l'hypocotyle.

Les Chénopodiacées présentent aussi des exemples très favorables à l'observation des éléments conducteurs transitoires et ont été, comme les Labiées, citées par nous (4) en réponse à des observations récentes qui passaient sous silence ces éléments si importants.

Parmi les Monocotylédones, nous avons signalé *Triglochin palustris* (5) qui offre des vaisseaux transitoires dans toute la portion inférieure de son cotylédon.

Chez les Liliacées, il existe de nombreux exemples (*Dracaena*, *Lilium*, etc.) où les vaisseaux transitoires sont faciles à constater. En particulier, dans *Allium Cepa* (6), ces vaisseaux

(1) Sur la structure des plantes vasculaires. *Compt. Rend.*, 14 janvier 1901.

(2) Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot (Phaseolus). *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1901, p. 23.

(3) Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du *Lamium album* et de plusieurs autres Labiées. *Compt. Rend.*, 21 mars 1904.

(4) Persistance de la disposition alterne ou primitive dans les cotylédons de Betterave (*Beta vulgaris*) et de plusieurs autres Chénopodiacées. *Bull. Soc. Bot. de France*, IV[e] série, t. VI, p. 369.

(5) Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart (*Triglochin*). *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1901, p. 124.

(6) Passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs dans le cotylédon de l'Oignon (*Alluim Cepa*). *Bull. du Mus. d'Hist. Nat.*, 1902, p. 52.

transitoires s'observent jusque vers l'extrémité du cotylédon et leur succession y est très nette.

Enfin, les Zingibéracées (1) nous ont fourni des exemples dans lesquels l'existence de vaisseaux transitoires nous a permis de rattacher la disposition alterne de l'appareil conducteur à la disposition, si répandue chez les Monocotylédones, où le phloème est entouré par le xylème.

Ces exemples montrent que les éléments conducteurs transitoires se rencontrent dans les groupes les plus divers des Phanérogames. Mais ce qui donne à ces éléments une importance particulière, c'est le rôle qu'ils ont joué dans les variations de structure des différentes parties de la plante, rôle que nous allons exposer dans le chapitre suivant en prenant comme exemple une plante très commune.

ROLE DES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS TRANSITOIRES DANS LA VARIATION DE STRUCTURE DES DIFFÉRENTES PARTIES DU VÉGÉTAL.

Mercurialis annua. — Dans une plantule de *Mercurialis annua*, la radicule montre, au début, deux faisceaux criblés et deux faisceaux vasculaires alternes. Les vaisseaux de chaque faisceau vasculaire se différencient en file radiale assez régulière, et l'ensemble de ces vaisseaux (x, fig. 43) forme, plus tard, une bande diamétrale complète, les deux faisceaux se trouvant en contact au centre de la radicule.

Les deux faisceaux criblés sont formés d'éléments dont la différenciation est peu accusée et dont le nombre demeure longtemps peu élevé (p, fig. 43).

Quand on va de la radicule vers le haut de la plantule, on voit que les deux faisceaux criblés se continuent chacun par deux portions criblées qui se montrent écartées l'une de l'autre, de plus en plus, jusqu'à ce qu'elles occupent les angles du carré que dessine la région centrale dans la partie inférieure de l'hypocotyle. Ces quatre groupes criblés se continuent jusqu'au nœud cotylédonnaire en demeurant ainsi séparés l'un

(1) Mode de formation du faisceau libéro-ligneux chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. de France*, IVe série, t. VII, p. 202.

de l'autre (*p*, fig 43) pendant que la forme de la région centrale s'arrondit peu à peu, puis devient légèrement elliptique.

Les deux faisceaux vasculaires de la radicule sont continués directement dans l'hypocotyle par deux faisceaux vasculaires qui se maintiennent dans le

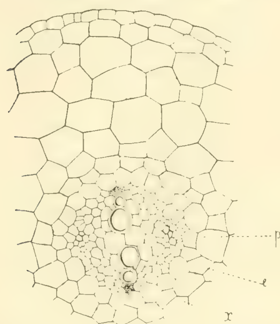


Fig. 43. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite dans la radicule.

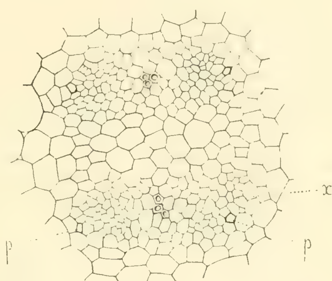


Fig. 44. — *Mercurialis annua.* — Portion de coupe transversale faite au sommet de l'hypocotyle. Chacun des deux faisceaux du xylème *x* comprend trois vaisseaux alternes et centripètes.

même plan diamétral depuis la radicule jusque dans les cotylédons. Dans l'hypocotyle, les vaisseaux sont parfois disposés en file radiale régulière, comme cela a lieu pour la radicule, mais plus souvent ils sont groupés comme on le voit dans la figure 44, où trois de ces vaisseaux sont déjà différenciés. A mesure qu'on s'éloigne de la base, les vaisseaux de l'hypocotyle paraissent de plus en plus rapprochés du centre par rapport aux tubes criblés. Toutefois, ces vaisseaux demeurent en alternance et leur différenciation se fait en direction centripète.

Dans les cotylédons, à la base de chacun d'eux, on retrouve deux groupes criblés qui continuent ceux de l'hypocotyle. Entre ces groupes criblés (*p*, fig. 54) se trouve un faisceau vasculaire médian (*x*, fig. 54), qui est la continuation directe d'un faisceau vasculaire de l'hypocotyle et par suite de la radicule, comme nous l'avons déjà dit. Ses vaisseaux se différencient en direction centripète, comme ceux de l'hypocotyle et de la radicule, et comme eux sont des vaisseaux alternes. Il se

produit ainsi rapidement plusieurs de ces vaisseaux (*x*, fig. 55) groupés sur la ligne médiane.

Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire, depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et on ne peut parler ni de dédoublement, ni de rotation; par conséquent, on ne peut pas davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est jusqu'ici partout alterne.

En ce qui concerne le phloème, les deux groupes criblés de la base de chaque cotylédon continuent les deux groupes criblés de l'hypocotyle situés du côté correspondant à ce cotylédon.

Si l'on suppose l'hypocotyle séparé, suivant sa longueur, en deux moitiés symétriques, par une section longitudinale menée dans le plan diamétral intercotylédonnaire, on peut considérer chaque cotylédon comme la continuation directe d'une des moitiés de l'hypocotyle.

La plupart des anatomistes contemporains diraient, au contraire, que l'hypocotyle est la continuation des bases cotylédonnaires soudées l'une à l'autre. Pour expliquer la radicule, il leur suffirait de supposer que les deux groupes criblés de chaque côté se sont réunis en un seul. Ils n'auraient, en effet, besoin de recourir ni à la rotation ni au doublement des faisceaux vasculaires, parce que dans chaque cotylédon l'appareil conducteur présente la disposition élémentaire typique du phyton idéal.

Le cotylédon ne conserve pas cette disposition typique dans toute sa longueur. C'est seulement sur une petite portion qu'elle se trouve réalisée. Au-dessus, les deux groupes criblés se montrent plus rapprochés l'un de l'autre et de plus en plus, à mesure qu'on s'éloigne de la base, de sorte que, à partir d'un certain niveau, ils sont continués par deux groupes criblés réunis l'un à l'autre, sur la ligne médiane, et ne paraissant former désormais qu'un seul faisceau criblé médian.

Mais le fusionnement de ces deux groupes criblés en un seul n'est pas du tout comparable au fusionnement qui vient d'être supposé pour expliquer la radicule, car les deux parties du faisceau cotylédonnaire correspondent chacune à un faisceau différent de la radicule.

Cette modification du phloème dans le cotylédon s'accom-

pagne d'une modification correspondante du xylème. Les premiers vaisseaux qui se différencient à ce niveau du cotylédon se trouvent superposés au phloème et non plus alternes. De plus leur différenciation se fait en direction centrifuge. En d'autres termes, c'est la disposition superposée qui désormais se trouve réalisée. Ainsi, en s'élevant dans le cotylédon, on passe de la disposition alterne, qui existe à sa base, à la disposition superposée qui se trouve établie à peu de distance de cette base.

Afin de bien comprendre ce changement de disposition, nous allons l'étudier en d'autres points où il présente des phases dont la succession est facile à suivre.

Revenons à l'hypocotyle et, à l'aide de plantules de plus en plus âgées, suivons le développement de l'appareil conducteur. Nous avons dit que chacun des deux faisceaux vasculaires est formé de trois à cinq vaisseaux alternes (*x*, fig. 43) différenciés en direction centripète. D'autres vaisseaux se différencient ensuite, de part et d'autre de ces vaisseaux alternes dont ils peuvent être d'ailleurs séparés par une ou deux cellules de conjonctif. Ce sont ces nouveaux vaisseaux que nous appelons vaisseaux intermédiaires (*xi*, fig. 45) en raison de leur situation et de leur époque de différenciation. Ces vaisseaux intermédiaires peuvent présenter une certaine irrégularité, soit dans leur nombre, soit dans leur disposition. Par exemple, l'un des faisceaux aura trois vaisseaux intermédiaires d'un côté, un seul vaisseau de l'autre côté, tandis que l'autre faisceau vasculaire a deux vaisseaux intermédiaires d'un côté et quatre de l'autre côté (fig. 46). Souvent l'inégalité est moins grande. En tout cas, ces vaisseaux intermédiaires sont bien différenciés, au sommet de l'hypocotyle, alors qu'ils ne sont pas encore distincts à sa base.

Ensuite, se différencient d'autres vaisseaux, (*xs*, fig. 47) qui se trouvent situés en dedans des faisceaux criblés, c'est-à-dire superposés à ces faisceaux, et dont la différenciation se fait en direction centrifuge. Ces vaisseaux superposés sont séparés des derniers tubes criblés par des cellules dans lesquelles se fera le cloisonnement qui va donner naissance aux formations secondaires.

Ce cloisonnement est d'abord peu actif et le nombre des

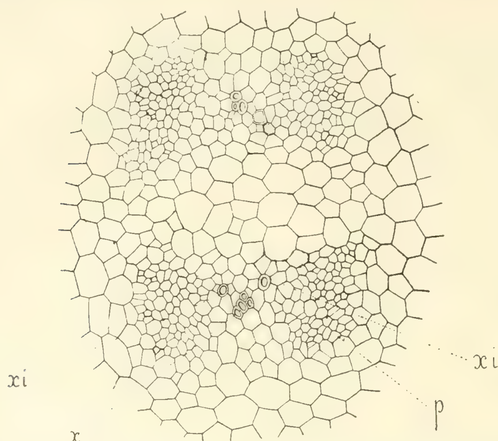


Fig. 45. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite au sommet de l'hypocotyle. Deuxième état. A droite et à gauche du faisceau inférieur du xylème *x*, un vaisseau intermédiaire *xi* est différencié ; à droite du faisceau supérieur du xylème, deux vaisseaux intermédiaires se montrent.

éléments criblés demeure faible, de sorte que les modifications

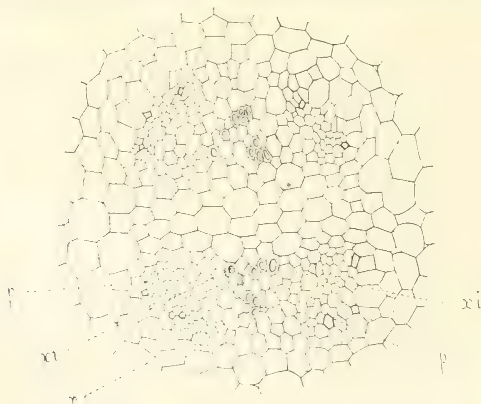


Fig. 46. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite dans la région supérieure de l'hypocotyle. Troisième état. Le nombre des vaisseaux intermédiaires *xi* s'est accru.

relatives au phloème sont, dans cette plante, peu frappantes.

Cela nous permettra de laisser de côté ces modifications, pour suivre seulement les modifications que subit le xylème.

En même temps que se différencient les premiers vaisseaux superposés, *xs*, on constate une régression des vaisseaux alternes. Les premiers de ces vaisseaux alternes s'atrophient, se déforment, leur paroi se plisse diversement en s'aplatissant de façon irrégulière (*x*, fig. 47). Bientôt les autres vaisseaux alternes suivant les premiers dans cette régression, tous les vaisseaux alternes se trouvent réduits à un petit îlot informe,

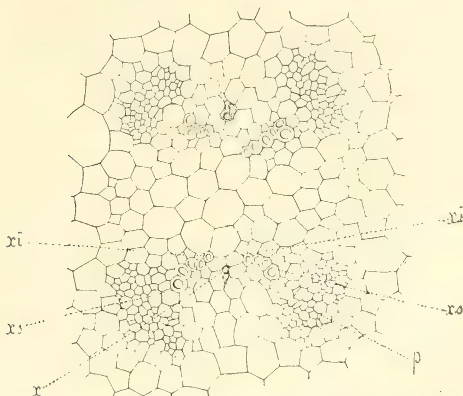


Fig. 47. — *M. annua*. — Portion de coupe transversale faite au sommet de l'hypocotyle. Quatrième état. Les vaisseaux superposés *xs* sont différenciés ; *x*, vaisseaux alternes en voie de résorption.

facile à apercevoir en raison de la coloration foncée que prennent encore les membranes aplaties des vaisseaux, mais dont l'organisation n'est plus guère reconnaissable. Peu à peu, leurs membranes elles-mêmes sont digérées. S'il arrive que, longtemps encore, on puisse reconnaitre la place de ces vaisseaux alternes, grâce à la persistance de fragments de membrane incomplètement digérés, parfois aussi, avant même que les cotylédons soient épanouis, il n'existe plus aucune trace de ces vaisseaux éphémères (fig. 48).

La marche du développement se poursuivant, de nouveaux vaisseaux superposés se différencient, en direction centrifuge, aux dépens des éléments d'origine secondaire provenant du

cloisonnement que nous avons vu apparaître. Pendant que le nombre des vaisseaux ainsi produits s'accroît de façon continue, les vaisseaux intermédiaires sont résorbés à leur tour et disparaissent de la même façon qu'ont disparu les vaisseaux alternes.

On peut voir pendant un certain temps, une bande d'épais-

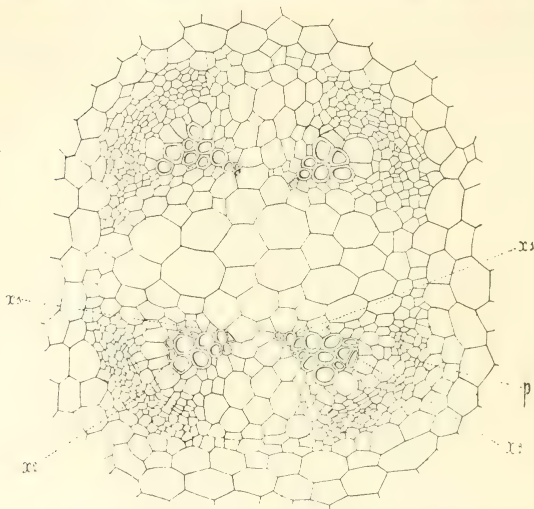


Fig. 48. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite au sommet de l'hypocotyle. Cinquième état. Les vaisseaux alternes ont disparu complètement. Les vaisseaux intermédiaires sont en voie de disparition.

sissement irrégulière (*xi*, fig. 49), dirigée tangentiellement, qui est la seule trace laissée par les vaisseaux intermédiaires.

Cette bande, formée par l'accumulation des restes de leurs membranes, est encore visible dans la portion supérieure de l'hypocotyle d'une plantule qui commence à développer ses premières feuilles. A cet âge même, on peut encore apercevoir des vestiges des vaisseaux alternes qui n'ont pas été complètement résorbés (*x*, fig. 49).

Par conséquent, si le phloème de la Mercuriale ne paraît pas fournir beaucoup d'éléments transitoires et si leur disparition n'est pas rendue facile à constater par la formation de bandes

d'épaississement, comme nous en avons signalé chez les Conifères, le xylème, par contre, présente des éléments transitoires dont la disparition est aisée à suivre.

Après la résorption des vaisseaux intermédiaires, il se produit de même une résorption des vaisseaux superposés qui

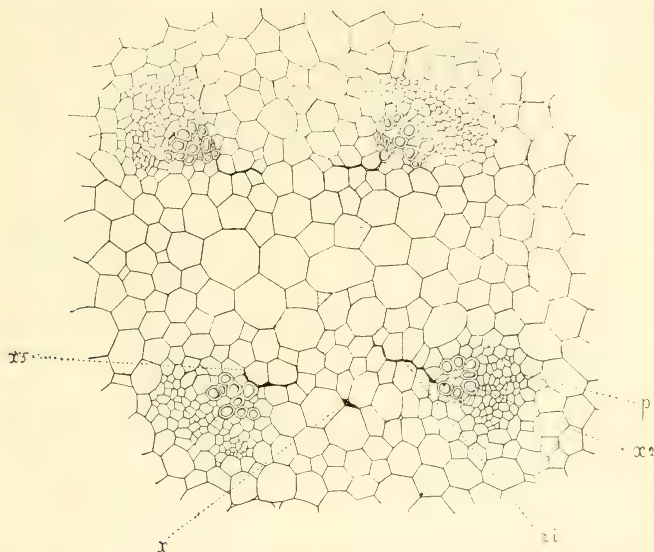


Fig. 49. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite au sommet de l'hypocotyle. Les vaisseaux superposés les plus anciens *xs* sont eux-mêmes résorbés. On peut apercevoir les vestiges des vaisseaux intermédiaires *xi*, et même des vaisseaux alternes *x*.

leur font suite. On le constate par l'examen attentif des coupes transversales qui montrent (*xs*, fig. 49), en dedans des vaisseaux superposés, demeurés intacts, des vaisseaux plus anciens à divers états de régression.

A ce stade (fig. 49), il ne reste donc plus que des vaisseaux superposés, et la disposition qui se trouve désormais réalisée est la disposition regardée comme caractéristique de la tige.

Ainsi, la disposition alterne, qui existait au début dans l'hypocotyle, a disparu, et la disposition intermédiaire lui a fait suite. Puis la disposition intermédiaire a disparu à son tour,

et la disposition superposée qui l'a suivie se trouve maintenant établie et c'est elle seule qui subsiste désormais au sommet de l'hypocotyle.

Si, de ce sommet, on descend vers la base de l'hypocotyle on assiste à des changements successifs que l'on exprime d'ordinaire en disant que l'on passe de la tige à la racine et qu'on explique par la double hypothèse de la rotation et du fusionnement des faisceaux vasculaires.

Nous répétons, depuis longtemps, que cette double hypothèse est contredite par les faits, ainsi que va le montrer à nouveau la marche du développement que nous allons suivre, à la base même de l'hypocotyle.

Cette marche doit être poursuivie sur des plantules plus âgées que les précédentes, parce que, à la base de l'hypocotyle, cette marche est beaucoup plus lente qu'au sommet.

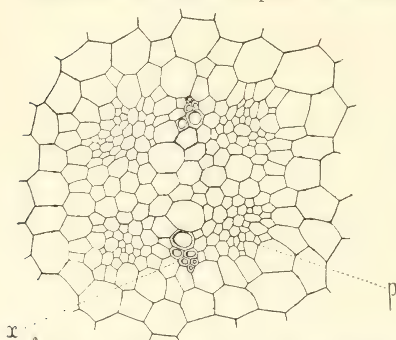


Fig. 50. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite à la base de l'hypocotyle. De chaque côté, deux groupes de phloème primaire *p*, continuent vers le haut le faisceau criblé de la radicule.

Nous constaterons que la disposition alterne (fig. 50), seule au début, se complique par la différenciation de vaisseaux intermédiaires (*xi*, fig. 51), puis superposés (*xs*, fig. 52). En même temps, les vaisseaux alternes entrent en voie de régression (*x*, fig. 51), s'atrophient (*x*, fig. 52) puis disparaissent (fig. 53). De sorte que la disposition alterne fait place à la disposition intermédiaire. Enfin, plus tard, lentement, la disposition intermédiaire disparaît et c'est la disposition superposée qui seule subsiste.

Ainsi, à la base de l'hypocotyle, comme à son sommet, on passe successivement, avec l'âge, de la disposition alterne à la disposition superposée, et ce passage résulte de la disparition progressive des vaisseaux alternes et des vaisseaux intermé-

diaires. A aucun moment, on ne voit la rotation et le doublement de ces vaisseaux.

Quand on descend du sommet de l'hypocotyle vers sa base, si l'on observe un changement dans la disposition des vaisseaux, cela tient à ce que la marche du développement de ces vaisseaux n'est pas synchrone. Plusieurs phases de ce développement se sont déjà effectuées au sommet, alors que seule la première phase est encore réalisée à la base.

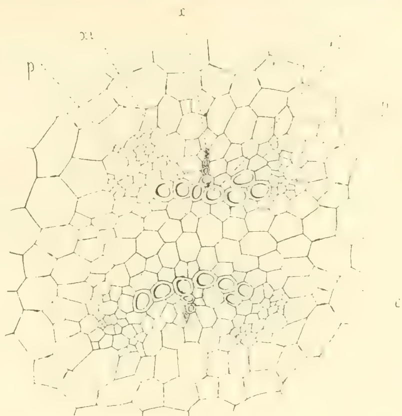


Fig. 51. — *M. annua*. — Portion de coupe transversale faite à la base de l'hypocotyle. État plus âgé que le précédent (fig. 50). De part et d'autre des vaisseaux alternes x, les vaisseaux intermédiaires xi se sont différenciés.

Nous pourrons maintenant mieux comprendre la marche

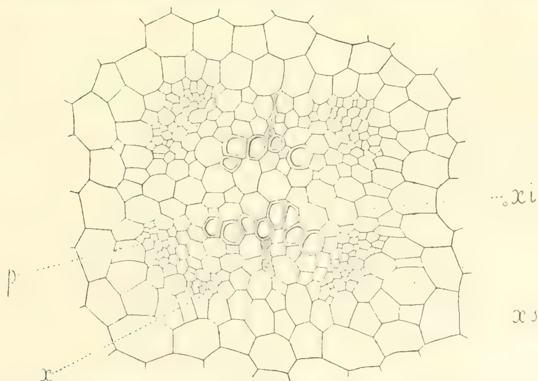


Fig. 52. — *M. annua*. — Portion de coupe transversale faite à la base de l'hypocotyle. État un peu plus âgé que le précédent (fig. 51); x, vaisseaux alternes en voie de résorption.

du développement dans le cotylédon auquel nous allons

revenir. Nous l'avions laissé au moment où le faisceau vasculaire présente cinq vaisseaux alternes (*x*, fig. 55). Des vais-

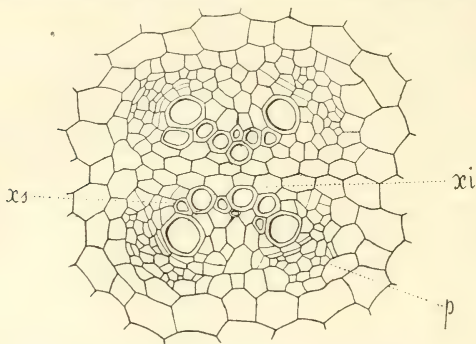


Fig. 53. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite à la base de l'hypocotyle. État plus âgé que le précédent (fig. 52). Les vaisseaux alternes ont disparu.

seaux intermédiaires (*xi*, fig. 55) se différencient de part et d'autre des précédents.

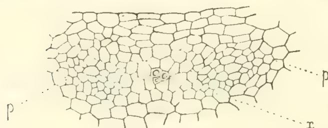


Fig. 54. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite à la base du cotylédon. Etat très jeune.

Puis les vaisseaux superposés (*xs*, fig. 56) se différencient plus tard, en direction centrifuge.

Pendant que cette différenciation se produit, les premiers vaisseaux alternes subissent une régression. Ensuite la régression frappe tous les vaisseaux alternes, qui disparaissent après résorption complète, comme disparaissent les vaisseaux alternes de l'hypocotyle. Les vaisseaux intermédiaires du cotylédon sont à leur tour résorbés de la même manière. Enfin, les plus anciens vaisseaux superposés sont résorbés à leur suite.

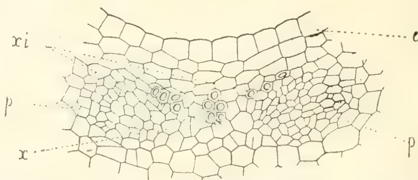


Fig. 55. — *M. annua.* — Portion de coupe transversale faite à la base du cotylédon. État plus âgé que le précédent (fig. 54) ; *e*, épiderme de la face supérieure.

Il ne reste plus, à la base du cotylédon, que deux groupes criblés en dedans desquels se trouvent des vaisseaux superposés. Ces vaisseaux sont maintenant séparés en deux groupes qui paraissent indépendants l'un de l'autre, constituant avec

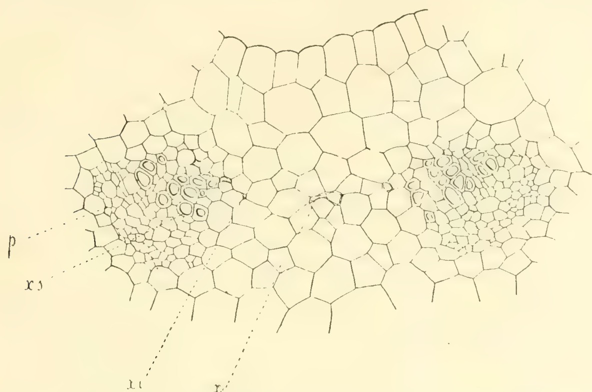


Fig. 56. — *M. annua*. — Portion de coupe transversale faite à la base du cotylédon. État encore plus âgé que (fig. 55). Les vaisseaux alternes x ont disparu presque complètement, de même que les vaisseaux intermédiaires xi.

les éléments criblés deux faisceaux cribro-vasculaires ayant le même aspect que les faisceaux ordinaires de la feuille.

Par les progrès du développement, on est donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée. C'est-à-dire que, sans déplacement, dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond, non point à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement qui se produisent toujours dans le même ordre.

Ces phases se succèdent toujours dans le même ordre, mais elles ne présentent pas à tous les niveaux la même durée et c'est cela qui produit l'apparence décrite jusqu'ici.

Ainsi la première phase, celle qui correspond à la différenciation des vaisseaux alternes, est très longue dans la radicule. Elle est moins longue dans l'hypocotyle, surtout vers son sommet où elle est assez courte. Enfin, dans le cotylédon, elle est

plus courte encore et elle ne subsiste que sur une faible longueur de sa base, au-dessus de laquelle elle est complètement supprimée.

La seconde phase, celle qui correspond à la différenciation des vaisseaux intermédiaires, a une durée notable à la base de l'hypocotyle ; cette durée est moindre encore dans le cotylédon, où elle ne subsiste qu'à sa base.

Inversement, plus les premières phases du développement sont courtes, plus l'apparition de la troisième phase est rapide. Ainsi, cette troisième phase est tardive dans la radicule ; elle est un peu moins tardive à la base de l'hypocotyle ; au sommet de l'hypocotyle elle est plus hâtive, et dans le cotylédon elle est si hâtive qu'à une faible distance de sa base, elle apparaît d'emblée, les phases précédentes étant supprimées.

Il y a donc une accélération très grande du développement des éléments conducteurs, au sommet de la plantule, et c'est parce que cette accélération est d'autant plus grande qu'on est plus éloigné de la base que nous lui avons donné le nom d'*accélération basifuge*.

Nous allons maintenant essayer d'expliquer le passage que nous avons observé, en allant de la base au sommet du cotylédon, à l'état très jeune.

Tandis que dans l'hypocotyle, ainsi que dans la base du cotylédon, le passage à la disposition superposée est réalisé par la résorption des vaisseaux alternes et intermédiaires, il semble réalisé ici d'une manière fort différente. En réalité, si nous n'observons pas ici une résorption des vaisseaux, c'est parce que ces vaisseaux sont supprimés virtuellement, les phases qui correspondent à leur formation se trouvant supprimées par l'accélération.

Nous avons établi, par l'observation directe, que les premières phases du développement vasculaire sont de plus en plus brèves à mesure qu'on se rapproche du sommet de la plantule et qu'à un certain niveau, c'est la troisième phase, ou phase superposée, qui apparaît la première ; par conséquent les vaisseaux superposés se montrent en premier lieu, sans être précédés des vaisseaux alternes et intermédiaires qui ne sont plus représentés.

Or, c'est précisément ce niveau qui est atteint quand se produit le changement de disposition dans le cotylédon. Peu à peu, les vaisseaux primitifs ont disparu. Ce sont les vaisseaux alternes qui ont été supprimés d'abord, puis les vaisseaux intermédiaires. Dès lors, les deux groupes de phloème se montrent réunis sur la ligne médiane et les premiers vaisseaux qui se différencient sont les vaisseaux superposés.

A partir de ce moment du développement, les formations nouvelles (tige, feuille), qui apparaissent dans la plantule, ne présentent plus que la disposition superposée, les éléments alternes et intermédiaires se trouvant désormais supprimés, comme sont supprimées les premières phases elles-mêmes qui leur correspondent.

La démonstration que nous venons de faire sur *Mercurialis annua* peut être faite sur un grand nombre d'autres plantes, prises soit parmi les Dicotylédones, soit parmi les Monocotylédones ou les Gymnospermes.

Partout, on s'assure que le passage de la disposition caractéristique de la racine à la disposition dite caractéristique de la tige ou de la feuille est produit par la disparition d'éléments conducteurs dont l'existence est plus ou moins éphémère.

RÉSUMÉ.

Les divers tissus examinés dans ce travail ne sont pas les seuls qu'on puisse considérer comme *transitoires*. Il en existe d'autres, par exemple, ceux qui s'exfolient au pourtour de la tige et de la racine. Mais nous avons limité notre étude aux tissus transitoires de découverte récente, tels que les tubes sécréteurs des *Taxus* et le Phloème précurseur, ainsi qu'aux éléments conducteurs dont l'existence est si courte qu'elle avait passé inaperçue.

L'appareil sécréteur nous a présenté son maximum de développement dans la plantule, et ceux de ses éléments qui ne disparaissent pas subissent une transformation qui les rend méconnaissables.

Le Phloème précurseur paraît être la forme primitive du

Phloème des Phanérogames, et, en dehors de la racine, il cesse d'être représenté après la période post-embryonnaire.

Les premiers vaisseaux n'ont, chez les Phanérogames, en général, qu'une existence éphémère, et, en dehors de la racine, ils ne sont représentés que dans la base de la plante. C'est la disparition de ces premiers vaisseaux ou vaisseaux alternes qui cause la différence de structure regardée jusqu'ici comme un caractère distinctif essentiel entre la tige et la racine.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

9465-10. — Corbeil: Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XII. — Nos 2 à 6.
[Ce cahier finit l'abonnement aux tomes XI et XII.]

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1910

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Décembre 1910.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

RECHERCHES

SUR LES

HYBRIDES ARTIFICIELS DE CISTES

Obtenus par M. Ed. BORNET

PREMIER MÉMOIRE. NOTES INÉDITES ET RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Publiés par Méd. GARD

AVANT-PROPOS

C'est en 1860 que M. Ed. Bornet commença ses expériences d'hybridation dans le genre Ciste (*Cistus T.*), à la villa Thuret, à Antibes. Elles furent poursuivies jusqu'en 1875. Les espèces croisées et tous les individus hybrides ont été conservés avec grand soin dans un herbier de trente-six volumineux paquets. C'est un grand honneur que M. Ed. Bornet m'a fait, en me confiant l'étude de matériaux d'une valeur scientifique inestimable. Mais j'ai eu, en outre, à ma disposition ses notes et registres d'expériences, d'où j'ai extrait la matière de ce premier mémoire, sorte d'introduction à mes propres recherches. Dans des remarques finales, j'ai cherché à dégager, de ces expériences, les résultats généraux qui en découlent.

J'étudierai ultérieurement, outre les espèces, les caractères anatomiques et les caractères extérieurs des diverses catégories d'hybrides.

Que M. Ed. Bornet et M. Sauvageau me permettent de les associer ici dans une même pensée de reconnaissance. Je leur dois d'avoir pu poursuivre ces recherches dans des conditions qu'ils ont facilitées par tous les moyens en leur pouvoir.

SIGNES ABRÉVIATIFS ET CONVENTIONS

Les croisements, d'où sont sortis des graines et, pour la plupart, des hybrides, sont précédés d'un numéro, donné par M. Ed. Bornet, et que j'ai conservé pour la facilité de l'exposition.

A × A signifie fécondation par le pollen de la même fleur.
B × B — — — — d'une autre fleur du même pied.
C × C — — — — d'un autre pied de la même capsule.
D × D — — — — d'un pied issu d'une autre capsule.
A × B } — — réciproque de 2 pieds issus de graines d'une même
B × A } capsule.
C × D — — réciproque de 2 pieds issus de graines de 2 capsules
D × C différentes d'un même individu.

Pour les hybrides binaires, les espèces fécondées sont rangées par ordre alphabétique. Pour savoir si, par exemple, *C. crispus* a pu être croisé avec *C. hirsutus*, se reporter à la liste de fécondations qui débute par : *C. crispus, fécondé par* ; *C. crispus* étant placé à son rang alphabétique. Pour le croisement inverse, se reporter à la liste qui débute par : *C. hirsutus, fécondé par*. Si rien n'est indiqué, c'est que l'opération n'a pas été tentée.

Je considère les *C. incanus*, *C. creticus*, *C. villosus*, *C. corsicus*, comme des sous-espèces du *C. polymorphus* Willk. Néanmoins, j'ai respecté, pour simplifier les notations, la manière d'écrire de M. Ed. Bornet. Chaque fois donc que l'on rencontrera : *C. incanus*, on traduira : *C. polymorphus*, subsp. *incanus* ; de même pour les trois autres.

Le signe × signifie *fécondé par*.

L'expression *C. Cretico-albidus* signifie que *C. creticus* a joué le rôle de père.

J'appelle :

Hybride binaire, un hybride à 2 composants.
— 3/4 — binaire combiné avec l'un de ses parents.
— ternaire — à 3 composants.
— quaternaire — à 4 —
— quinaire — à 5 —
— senaire — à 6 —

Lorsque les graines de plusieurs capsules d'un même pied

sont semées ensemble, M. Bornet emploie l'expression : « semées en mélange » ; si, par contre, elles sont recueillies séparément et semées par capsule en des lieux distincts, elles sont dites « semées à part ».

C. ladaniferus tout court veut dire *C. ladaniferus* var. *maculatus*.

CARACTÈRES DE LA FLEUR DES CISTES ; FÉCONDATION, TECHNIQUE DE L'HYBRIDATION

Le genre *Cistus* présente une réunion de conditions particulièrement favorables aux recherches relatives à l'hybridité. Les espèces se croisent facilement entre elles, comme le témoignent les nombreux hybrides spontanés qui sont connus dans les jardins et dans la nature. Elles sont assez variées pour offrir des degrés d'affinité très divers. Les unes sont tellement rapprochées qu'on les a regardées comme de simples variétés, les autres, au contraire, sont assez distinctes pour avoir motivé des sections d'ordre plus ou moins élevé dans le genre *Cistus*. On peut donc varier beaucoup les expériences et obtenir des hybrides de plantes très voisines, ou fort dissemblables d'aspect et de structure. Les fleurs sont grandes et largement ouvertes. Les étamines, quoique nombreuses, sont faciles à enlever avant l'émission du pollen qui est abondant. Les graines sont nombreuses dans chaque capsule, et germent sans difficulté. Les plantes durent de longues années, ce qui permet de comparer aisément les produits entre eux et avec les parents dont ils descendent. Enfin il est possible, à cause de leur dimension restreinte, de conserver tous les invidus qui résultent des semis successifs.

Grâce aux ressources de toutes sortes que M. Thuret a mises à ma disposition, j'ai pu entreprendre et continuer pendant plus de dix ans des recherches sur les hybrides de Cistes.

La fleur des Cistes a beaucoup de ressemblance avec celle des Églantiers. Au centre se trouve un gros faisceau d'étamines d'un jaune vif, qui entoure l'ovaire. La corolle est blanche, ou pourprée, avec des nuances diverses qui se rapprochent plus ou moins de la teinte particulière à la fleur des Mauves. Les

espèces qui ont des fleurs blanches forment un groupe distinct de celles dont les fleurs sont colorées en rose. Lorsque j'aurai à désigner ces groupes je me servirai des expressions de Cistes blancs et de Cistes rouges. Ces dénominations sont celles que M. Willkomm, dans son ouvrage classique sur les Cistes (1), a données aux deux principales sections établies par lui dans le genre *Cistus*.

La floraison a lieu en avril et mai. Elle dure environ trois semaines pour chaque espèce. Les plantes se couvrent tous les matins d'une multitude de fleurs dont l'abondance compense le peu de durée. Les corolles sont en effet très caduques. Lorsque les plantes reçoivent le soleil, les pétales se détachent et tombent vers le milieu du jour. A l'ombre, ou quand le ciel est couvert, les corolles durent plus longtemps et persistent même jusqu'au soir. — Il y a en outre des différences notables d'espèce à espèce dans le degré de caducité des fleurs. Les *Cistus sericeus* et *albidus* perdent promptement leur corolle ; le *Cistus ladaniferus* au contraire la garde souvent pendant deux jours.

Les fleurs s'épanouissent le matin de très bonne heure. En général, les Cistes rouges s'ouvrent avant les blancs. Parmi les Cistes rouges il semble y avoir une certaine relation entre la couleur de la corolle et la précocité de l'épanouissement des fleurs. Les *Cistus albidus* et *incanus*, qui ont les pétales violacés, s'ouvrent avant le lever du soleil ; les *Cistus villosus* et *creticus* viennent ensuite ; le *C. crispus*, dont la fleur est d'un rouge plus vif et plus rosé que tous les autres, est aussi le plus tardif. — Il y a une inégalite du même genre parmi les Cistes blancs. Le *C. populifolius* s'ouvre le premier ; puis viennent les *C. ladaniferus*, *laurifolius* et *salvifolius*, plus tard enfin les *C. hirsutus* et *monspeliensis*.

L'époque de la floraison n'est pas simultanée dans toutes les espèces. Le *C. albidus* fleurit près de deux mois plus tôt que le *C. crispus* et le *C. populifolius* est presque défleuri quand les *C. hirsutus* et *laurifolius* donnent leurs premières fleurs. Malgré cette inégalité, j'ai toujours eu à ma disposition une quantité de fleurs suffisante pour les croisements que j'ai tentés entre les espèces dont la floraison occupe les deux extrémités de

(1) Willkomm, *Cistinearum orbis veteris descriptio monographica*, 1846.

la série, et je n'ai pas eu besoin d'employer de pollen conservé.

Au moment où la corolle s'ouvre, les anthères sont encore complètement closes et elles restent dans cet état pendant un temps qui varie suivant que l'air est plus ou moins chargé d'humidité, mais qui est toujours très court. Quand la rosée est abondante, la sortie du pollen est un peu retardée. Lorsque l'air est très sec, les anthères s'ouvrent en même temps que la fleur. Le pollen expulsé peu à peu des loges de l'anthère s'accumule en petites masses granuleuses au sommet des étamines. Plus tard il se détache et tombe dans la corolle sans arriver au stigmate, si l'on couvre les fleurs de manière à empêcher les insectes de les visiter.

Les insectes sont les agents de la fécondation naturelle des Cistes. Non seulement ils déposent le pollen sur le stigmate, mais ils transportent le pollen d'une fleur à l'autre, opération sans laquelle la fécondation ne se ferait pas dans la plupart des espèces. Les Cistes, bien qu'anatomiquement hermaphrodites, sont le plus souvent physiologiquement dioïques. Les ovules ne grossissent pas sous l'action du pollen pris soit dans la même fleur, soit sur une autre fleur de la plante qui les porte. Le concours d'un second individu est indispensable. On s'assure aisément qu'il en est ainsi dans le plus grand nombre des espèces en mettant les fleurs à l'abri des insectes et en pratiquant artificiellement la fécondation. Dans ces conditions, les fleurs ne nouent pas. — Quelques espèces, telles que les *Cistus laurifolius*, *sericeus* et *vaginatus*, sont parfaitement hermaphrodites. Je l'ai constaté par l'expérience. Pour les deux dernières espèces la démonstration résultait encore de ce fait que des individus uniques, cultivés dans le jardin de M. Thuret, produisaient chaque année une quantité de fruits contenant des graines fertiles et non hybridées. Cette différence d'aptitude physiologique ne m'a semblé se trahir au dehors par aucune disposition anatomique particulière. Il est certain que le pollen et les ovules des Cistes, qui demeurent stériles sous l'influence de leur propre pollen, sont en très bon état, puisqu'ils sont aptes à produire la fécondation ou à être fécondés, si l'on fait intervenir deux individus distincts. J'ai cherché à déterminer

le moment précis où s'arrêtait le fonctionnement normal des organes, et j'ai pu m'assurer que, dans les espèces pures au moins, la fécondation n'a pas lieu parce que les tubes polliniques cessent de se développer avant d'arriver aux ovules. Voici ce qui se passe dans la fécondation normale. Le pollen appliqué sur le stigmate ne tarde pas à germer. Ses tubes rampent entre les papilles stigmatiques jusqu'à ce qu'ils aient rencontré un des plis qui aboutissent au canal dont le style est creusé. Ils changent alors de direction et s'engagent dans ce canal qu'ils remplissent entièrement. Le canal débouche dans une cavité allongée, sorte de vestibule autour duquel s'ouvrent les cinq ou dix loges de l'ovaire par un pareil nombre de fentes étroites situées au niveau de l'insertion des ovules. Les tubes polliniques, croissant toujours par leur extrémité, arrivent dans le vestibule, s'écartent dans diverses directions, et pénètrent dans les loges à travers les fentes interplacentaires. Ils serpentent alors entre les ovules dont ils finissent par gagner le micropyle. Il faut de cinquante à soixante heures pour que le pollen déposé sur le stigmate atteigne l'ouverture des ovules et s'y engage. Vingt-quatre heures plus tard, l'ovaire a déjà doublé de volume. — Si l'on féconde la fleur par son propre pollen, les phénomènes se passent d'abord comme dans la fécondation normale. Les tubes polliniques s'engagent en foule dans les canaux conducteurs et arrivent au bout de vingt-quatre heures à la base du stigmate ; quelques-uns s'allongent dans le vestibule, mais là s'arrête leur activité.

Je ne les ai jamais vus entrer dans les loges de l'ovaire. Il en est de même lorsque l'on emploie un pollen étranger qui ne détermine pas la fécondation. Si la fécondation est possible, les tubes polliniques arrivent en plus ou moins grand nombre jusqu'aux ovules, mais avec un peu plus de lenteur que dans la fécondation normale. Il est presque inutile de dire que dans les expériences qui m'ont fourni les résultats précédents, les fleurs d'une même plante étaient fécondées, le même jour et dans les mêmes conditions, par leur propre pollen, par le pollen d'une autre plante de la même espèce, et par le pollen étranger. Elles étaient en outre protégées contre toute intervention des insectes. Les espèces que j'ai examinées sont les *Cistus*

albidus, *ladaniferus*, *hirsutus*, *populifolius* et *salvifolius*.

Les individus obtenus par le bouturage n'acquièrent pas la faculté de féconder la plante dont ils ont été détachés.

Le pollen inactif des Cistes ne devient pas efficace lorsqu'on le mélange à du pollen emprunté à une espèce différente. Lorsque cette seconde espèce ne se croise pas avec la première le résultat est nul ; il n'y a pas de fécondation. Cinq fleurs de *C. albidus* et autant de *C. villosus* ayant reçu leur propre pollen additionné de pollen de *C. ladaniferus*, toutes les fleurs sont tombées. Même chose est arrivée avec le *C. salvifolius* dont cinq fleurs avaient été fécondées par elles-mêmes et par le pollen du *C. incànus*. — Dans le cas où le croisement est possible, il y a simplement production d'un hybride, comme si le pollen de la propre espèce n'eût pas été présent. Je l'ai constaté sur le *C. albidus* en le fécondant d'abord par son propre pollen et ensuite par le pollen du *C. heterophyllus* et du *C. cretico-albidus*. Les fruits ont noué, et les graines ont donné les unes le *C. heterophyllo-albidus*, les autres des plantes entre le *C. albidus* et le *C. cretico-albidus*, sans aucun mélange de *C. albidus*.

J'ai observé si souvent la dioïcité fonctionnelle des Cistes, et les expériences que j'ai faites expressément pour la constater m'ont donné des résultats si précis, qu'elle est certainement de règle dans l'immense majorité des cas. Je ne la crois cependant pas absolue, et elle ne dispense nullement de pratiquer l'ablation des étamines dans les expériences d'hybridation tentées sur les Cistes.

Les Cistes à corolle blanche possèdent une particularité fort curieuse, qui seule aurait pour résultat de faciliter les croisements utiles en empêchant que le propre pollen de la plante n'arrive sur le stigmate. Je veux parler du mouvement que les étamines exécutent au contact d'un corps étranger ou à la suite d'une brusque secousse, et qui a pour effet de les coucher sur la corolle en les éloignant le plus possible du stigmate. Au moment où la corolle vient de s'ouvrir, les étamines sont dressées et forment une sorte de tube ou de puits dans lequel est placé le pistil. Lorsqu'un insecte arrive, il s'abat sur la corolle, insinue sa trompe à la base des filets où existe une sécrétion visqueuse assez abondante. Aussitôt les filets touchés s'écartent, le mouvement se

propage de proche en proche, et en un instant les étamines sont étalées horizontalement. Le stigmate est alors largement découvert. — Je n'ai aperçu aucune trace de sensibilité dans les étamines des Cistes rouges. Mais chez eux le stigmate est habituellement un peu saillant au-dessus du pinceau serré que forment les étamines.

Les abeilles sont les insectes qui visitent les Cistes avec le plus d'activité. A peine la corolle est-elle entr'ouverte que ces insectes s'y introduisent, recherchant avec avidité la sécrétion nectarifère. Dans leurs mouvements ils passent et repassent sur le stigmate et laissent à la surface une partie du pollen dont ils sont toujours abondamment poudrés. D'autres insectes encore servent de moyen de transport pour le pollen. Un de ceux qu'on rencontre le plus souvent dans la fleur des Cistes est le *Cetonia stictita*. Mais les dégâts que cette Cétoine cause aux fleurs par sa voracité sont tels, qu'il est fort douteux que le bénéfice qu'elle procure à la plante soit compensé par le dommage qu'elle lui cause.

Que la fécondation ait lieu ou non, les fleurs ne tardent pas à se fermer, les pétales tombent, les sépales se rapprochent et s'enroulent étroitement autour du pistil et des étamines. Dans cet état, presque tous les Cistes sont à l'abri de l'intervention ultérieure des insectes, car le stigmate est entièrement recouvert par le calice. Il n'en est pas de même pour le *C. vaginatus* dont le style fait longuement saillie au delà des sépales, et aussi pour certains hybrides qui ont le style proportionnellement plus long que d'habitude, et dont le stigmate reste découvert après que la fleur s'est fermée.

Très peu de jours après que le pollen a été appliqué sur le stigmate, on sait quel sera le résultat de la fécondation : si elle ne réussit pas, le pédoncule de la fleur ne tarde pas à se flétrir, puis il se désarticule et tombe au bout de sept à huit jours. Si elle est bien faite, l'ovaire grossit rapidement, gonfle les sépales, les écarte, et laisse voir le sommet de la capsule que recouvre une coiffe conique formée par les étamines desséchées. — La maturité des fruits a lieu deux ou trois mois après la floraison. De toutes les espèces que j'ai exa-

minées, le *Cistus populifolius* est celle qui mûrit ses fruits le plus rapidement.

La manière dont la fécondation spontanée se fait chez les Cistes indique les précautions à prendre pour pratiquer utilement le fécondation artificielle. Le premier soin est de mettre les fleurs à l'abri des insectes. On obtient ce résultat d'une manière efficace en enfermant les fleurs dans un sac de mousseline ou de gaze. L'ouverture du sac est garnie d'une coulisse et d'un cordon que l'on serre afin de rendre la fermeture plus complète. Il faut ensuite enlever les étamines, puis placer sur le stigmate le pollen de l'espèce que l'on veut employer comme mâle. On termine en marquant la fleur sur laquelle on opère d'un signe qui permette de reconnaître la capsule lorsque les fruits seront mûrs.

Voici d'ailleurs, plus en détail, la méthode que je suis pour opérer la fécondation artificielle des Cistes.

Dans la soirée qui précède le jour où je dois faire des croisements, je visite les Cistes afin de savoir quelles espèces fleuriront le lendemain, et combien de fleurs de chaque espèce seront disponibles. On reconnaît les fleurs prêtes à s'ouvrir parce que la corolle fait une légère saillie entre les sépales. Je dresse en conséquence une liste d'opérations, en inscrivant le nombre de fleurs nécessaires pour chaque sorte de croisement. S'il s'agit de Cistes blancs ou d'hybrides, il faut réserver, pour servir de mâles, au moins deux fois plus de fleurs qu'on marquera de fleurs femelles. La raison en est que le pollen des Cistes blancs est sec, pulvérulent, tombe aisément des anthères, et que celui des Cistes hybrides est souvent fort peu abondant. Pour les Cistes rouges, une seule fleur peut servir à féconder plusieurs stigmates.

Ces préparatifs, qui peuvent sembler superflus ou trop minutieux, m'ont été suggérés par la pratique. Ils font gagner beaucoup de temps, et le succès de l'hybridation dépend en grande partie de la rapidité avec laquelle on exécute les premières opérations. Le lendemain, avant le lever du soleil, on coiffe, au moyen des sacs de mousseline dont il a été question plus haut, toutes les fleurs dont on aura besoin, soit pour le pistil, soit pour le pollen. Il ne m'a pas réussi de déposer ces sacs dès la

veille. La rosée dont ils s'imprégnaient les rendait difficiles à ouvrir, et ils accumulaient autour de la fleur une humidité qui nuisait à l'ouverture régulière de la corolle et des anthères. Puis, à mesure que les corolles s'épanouissent, je coupe les étamines aussi délicatement que possible, en évitant de toucher le stigmate et d'y laisser tomber des anthères. L'emploi des ciseaux courbes sur le plat et à pointe aiguë, comme on en trouve dans les trousses à dissection, facilite beaucoup cette opération. Je termine en enlevant, au moyen de pinces, les anthères qui n'ont pu être atteintes avec les ciseaux. — Aussi longtemps que l'air est chargé d'humidité, les anthères sont closes et l'ablation des étamines se fait sans difficulté. Mais dès que les anthères commencent à s'ouvrir, il devient presque impossible de les ôter sans qu'il tombe quelque peu de pollen sur le stigmate. Il faut alors remettre l'expérience à un autre jour, si l'on ne veut s'exposer à ce que les résultats soient viciés ou douteux. — On suit, pour l'enlèvement des étamines des diverses espèces, l'ordre dans lequel leurs fleurs s'épanouissent, c'est-à-dire que l'on commence par les Cistes rouges, et parmi les Cistes rouges par le *C. albidus.*

Les fleurs étant recouvertes de leur capuchon, j'attends jusqu'à neuf heures que le stigmate ait atteint son maximum de viscosité et que le pollen soit sorti des anthères avec abondance ; j'enlève successivement les sacs qui protègent les fleurs mâles, je coupe ces fleurs avec précaution, et je les emporte dans une boîte fermée près du sujet femelle. Les fleurs de celle-ci sont alors découvertes l'une après l'autre et je dépose le pollen sur le stigmate en employant la fleur mâle comme un pinceau que je passe et repasse légèrement sur la surface stigmatique jusqu'à ce qu'elle soit recouverte d'une épaisse couche de pollen. Quand on opère plusieurs séries de croisements, il vaut mieux s'abstenir d'employer un pinceau pour transporter le pollen d'une plante sur l'autre. On se met ainsi à l'abri d'une foule de chances d'erreurs. J'attache alors, par un nœud coulant, autour du pédoncule de la fleur, un fil de soie à coudre auquel est fixée une bandelette de parchemin portant un numéro d'ordre écrit avec de l'encre au nitrate d'argent (encre à marquer le linge). La bandelette parche-

minée n'ayant pas plus de 20 millimètres de long sur cinq de large, l'appareil d'étiquetage est très léger, ce qui ne l'empêche pas d'être solide et de durer plusieurs années. Le numéro d'ordre est alors inscrit sur le journal d'opérations en même temps que le nom des espèces hybridées et que la nature du croisement auquel on les a soumises. Enfin ces notes sont mises en ordre et reportées sur un registre spécial. — Cette partie de l'opération est la plus longue, la plus minutieuse, et aussi la plus importante, toute erreur de numérotage frapperait de nullité les résultats obtenus. Lorsque les fleurs sont très rapprochées, il est quelquefois malaisé de passer le fil de soie autour du pédoncule de la fleur mise en expérience. Pour éviter les erreurs et gagner du temps, il n'y a aucun inconvénient à enlever avec des ciseaux les fleurs environnantes.

A mesure que j'achève la fécondation et l'étiquetage d'une fleur, je la recouvre du sac de mousseline. Celui-ci reste en place jusqu'au soir afin que le calice soit parfaitement clos et que les insectes ne puissent atteindre le stigmate. Pour le *C. ladaniferus*, dont les fleurs persistent plus longtemps, je laisse les fleurs couvertes pendant deux jours au plus, c'est-à-dire jusqu'à la chute ou rapprochement des sépales.

On peut, en se hâtant beaucoup et lorsque les individus que l'on emploie ne sont pas trop éloignés les uns des autres, féconder de 30 à 40 fleurs dans la même journée. Mais pour obtenir ce dernier chiffre l'opération doit se prolonger au delà de midi et devient extrêmement fatigante. Il n'en est pas des Cistes comme des plantes que l'on cultive en vases et qu'on peut réunir dans un endroit abrité. Toutes les manœuvres doivent s'accomplir en plein air, le matin au milieu de la rosée et plus tard sous l'ardeur du soleil.

Avant d'employer une plante comme porte-graines, il est bon de s'assurer qu'elle donne habituellement des fruits en abondance. On rencontre en effet des Cistes qui ne produisent que peu ou pas de capsules quoiqu'ils semblent parfaitement conformés. Les individus transplantés ou qui ont été taillés fortement l'année précédente doivent être rejetés. Dans ces conditions il n'est pas rare que la plupart des

fleurs tombent sans nouer. Je citerai l'exemple d'un *C. ladaniferus* que j'ai employé pendant plusieurs années, et sur lequel je récoltais régulièrement un grand nombre de fruits. Comme je l'avais fait tailler parce qu'il était devenu volumineux, il ne me donna que trois fruits l'année suivante ; l'explication de cette diminution de fertilité peut être attribuée à l'excès de vigueur des nouvelles pousses, mais dans quelques cas j'ai vu des plantes, habituellement très fertiles, être accidentellement tout à fait stériles sans qu'il me fût possible d'en apercevoir la raison.

Le choix des individus qui fourniront le pollen est également important. Dans les espèces pures le pollen est abondant. Mais dans les hydrides la différence est grande d'un individu à l'autre pour la quantité de pollen produit. Il faut donc examiner d'avance quelles plantes sont les plus favorables sous ce rapport.

Les fruits mûrs sont détachés avec l'étiquette de parchemin fixée à leur pédoncule. Les graines de chaque capsule sont mises à part et serrées dans des vases séparés. Je me sers, pour marquer les vases, de lames de plomb numérotées. Ces mêmes lames sont également très commodes pour étiqueter les plantes qui naissent des semis. Au moyen de trois séries de chiffres je désigne : 1° la nature de la fécondation opérée ; 2° le numéro de la capsule qui a fourni les graines ; 3° chaque individu sorti de la même capsule. C'est ainsi que 1.1.25 indiquera, par exemple, que le fruit résulte de la fécondation du *C. albidus* par *C. creticus* ; que plusieurs capsules de ce croisement ayant été employées pour le semis, il s'agit des graines de la capsule n° 1, et enfin que la plante est la vingt-cinquième parmi celles qui proviennent de cette capsule. Les graines, semées en septembre, sont recouvertes d'une légère couche de mousse et arrosées fréquemment. Elles lèvent vite et bien lorsqu'elles sont fraîches. Quand le jeune plant est assez fort, on le repique en terrine ou dans des vases séparés que l'on tient sous bâche pendant l'hiver. Au mois de mai, la plupart des espèces sont déjà assez fortes pour être mises en pleine terre en pépinière. Elles sont, dans tous les cas, prêtes à être plantées au mois d'octobre, et c'est vers cette époque que je les transporte à leur place définitive. Au printemps suivant, un certain nombre de Cistes rouges donnent déjà quelques fleurs.

On a dit que la réussite de l'hybridation était soumise, pour une grande part, à l'influence de diverses conditions extérieures parmi lesquelles la chaleur, le degré d'humidité, la tension électrique, la quantité d'ozone contenue dans l'air seraient les principales. Des recherches spéciales, difficiles à faire pour être probantes, seraient nécessaires pour éclaircir ce point. Mais je n'ai rien remarqué, dans le cours de mes recherches, qui fût en faveur de cette opinion ou qui la contredît. Les matinées pluvieuses sont seules décidément mauvaises. Les tubes polliniques végètent mal et la plupart n'arrivent pas jusqu'aux ovules quand les plantes ont été souillées par une averse même légère. J'ai eu l'occasion de l'observer sur des fleurs de *C. populifolius* et *salvifolius* que j'avais préparées pour d'autres recherches.

Dans certains hybrides la fécondation ne se fait pas parce que les ovules sont évidemment mal conformés. Les tubes polliniques arrivent dans les loges, se répandent entre les ovules, mais le résultat ne peut être que nul. C'est ce que j'ai observé notamment dans un certain hybride des *C. ladaniferus* et *laurifolius* que j'avais fécondé par le pollen du *C. ladaniferus*. Dans d'autres cas le vice de conformation d'où la stérilité dépend est beaucoup plus intime et semble plutôt fonctionnel qu'organique. Mais j'avoue avoir été impuissant à m'en assurer. Les Cistes, comme les autres phanérogames, à l'exception peut-être des Orchidées, sont tout à fait impropres à l'étude satisfaisante des phénomènes de l'imprégnation. On constate des rapports anatomiques, mais l'altération immédiate des éléments plasmatiques au contact de l'eau, sans parler de la difficulté même d'obtenir un nombre assez grand de préparations dans l'état convenable, me paraît offrir un obstacle insurmontable à l'observation. Dans un hybride curieux de *C. salvifolius* et d'*Helianthemum halimifolium*, toutes les parties, à l'exception du pollen, sont bien conformées. Le pollen du *C. salvifolius*, que j'avais déposé sur le stigmate, a émis des tubes qui ont pénétré jusqu'aux ovules et se sont engagés dans le micropyle, mais n'ont pas déterminé la fécondation. Cet hybride est d'ailleurs toujours stérile.

NOTES ET RENSEIGNEMENTS

A. Au chapitre XVII de son livre intitulé *Animals and plants Under domestication* (1), Darwin rapporte quelques exemples de plantes hermaphrodites qui demeurent infertiles sous l'action de leur propre pollen bien qu'elles soient aptes à être fécondées par un individu de la même espèce et même, dans, certains cas, par une espèce ou un genre différent. Les espèces où cette curieuse particularité a été observée sont encore très peu nombreuses. Darwin cite seulement le *Corydalis cava*, diverses Orchidées, le *Lobelia fulgens*, les *Verbascum nigrum* et *phœniceum*, le *Lilium candidum*, quelques Passiflores et plusieurs Amaryllidées. Les Cistes doivent être ajoutés à cette liste qui serait sans doute beaucoup allongée si l'on examinait avec quelque soin les plantes sous ce rapport. Je puis indiquer les *Anemone hortensis* et *coronaria* dont je n'obtiens que peu ou pas de graines lorsque je les féconde par leur propre pollen et qui grainent abondamment lorsqu'on emploie du pollen pris sur un individu différent.

Chez les Anémones comme chez les Cistes, on observe ce fait étrange que la fécondation est plus assurée avec le pollen d'une espèce différente qu'avec le propre pollen de la plante. Cependant les organes reproducteurs sont en bon état, ainsi que le démontre le croisement réciproque de deux individus de la même espèce, croisement qui est toujours suivi de la production de la plus grande quantité possible de graines. Cette disposition fonctionnelle est probablement une des causes de la fréquence extraordinaire des hybrides de Cistes et Anémones, telle qu'il est presque impossible, sans des précautions particulières, d'obtenir la reproduction des espèces pures lorsqu'on sème les graines récoltées dans les jardins où plusieurs espèces sont rassemblées et cultivées dans la même plate-bande.

La même chose arrive hors des jardins lorsque les circonstances sont favorables. Les bois des environs de Narbonne où les Cistes abondent sont la localité classique des Cistes hybrides (2).

(1) Vol. 2, p. 132. Voyez aussi *On the Origin of the Species*, p. 250.

(2) Timbal-Lagnave. Étude sur quelques Cistes de Narbonne. Toulouse, 1851, p. 9.

La plaine de Mouans, entre Cannes et Grasse, est remplie d'une énorme quantité d'Anémones présentant une série presque indéfinie d'intermédiaires entre les *Anemone paronina* Lam. var. *ocellata* et *An. stellata* L. Une disposition spéciale de la localité à favorisé la production de ces hybrides qui ne semblent pas se rencontrer ailleurs. De nombreux chemins gazonnés séparent les champs d'oliviers et fournissent une station favorable à l'*An. stellata*, qui ne vient pas dans les endroits cultivés. L'*An. ocellata*, au contraire, qui est très vraisemblablement introduite, ne sort jamais des cultures où elle se multiplie abondamment. De ces deux espèces est issue une postérité hybride si étendue que le nombre des individus qui la composent dépasse beaucoup celui des parents et fait en quelque sorte le fond de la végétation. Je me suis assuré par l'expérience que ces formes diverses résultent bien du croisement des deux Anémones citées; car je les ai presque toutes obtenues artificiellement. Un autre exemple de plante hermaphrodite qui est dioïque par la fonction m'a été fournie par le *Photinia serrulata* Linde. Il y a dans le jardin de M. Thuret plus de vingt pieds de cette plante qui depuis dix ans restent complètement stériles quoique chaque printemps ils se couvrent de fleurs. Tous ces pieds sont greffés sur cognassier et sortent de la même pépinière; leur complète uniformité indique qu'ils ont été détachés d'un même individu. Près de l'un de ces *Photinia* a été planté récemment un individu d'une autre provenance dont les feuilles sont plus ondulées, plus fortement dentées, qui est franc de pied et qui a été vraisemblablement obtenu de semis. Cette nouvelle plante ayant fleuri en 1868, plusieurs des corymbes du *Photinia* voisin ont noué et ont porté des fruits bien conformés, tandis que les individus plus éloignés sont demeurés stériles comme d'habitude.

Je citerai encore le *Statice puberula* Webb, comme présentant sous une autre forme un exemple de cette disposition physiologique en vertu de laquelle une plante est plus facilement fécondée par un pollen étranger que par le sien propre. Deux touffes de ce *Statice*, qui croît vigoureusement en pleine terre à Antibes, sont cultivées dans une plate-bande dans le voisinage du *St. macrophylla*, autre espèce des Canaries.

Chaque année le *St. puberula* fleurit abondamment, mais il ne produit que peu de graines et ces graines, semées à trois reprises, ont donné exclusivement des plantes qui sont évidemment hybrides entre les deux espèces. De même que pour le *Photinia*, les deux touffes de *Statice* proviennent du même établissement horticole et ne sont probablement que des multiplications d'un individu unique.

Tableau donnant le résultat de la fécondation opérée artificiellement sur diverses espèces de Cistes.

1° Par le pollen de la même fleur (A × A);
2° Par le pollen d'une autre fleur du même pied (A × a);
3° Par le pollen d'une fleur d'un pied différent (A × B).

	ANNÉES.	A × A		A × a		A × B	
		Nombre de fleurs fécondées.	Nombre de fruits obtenus.	Nombre de fleurs fécondées.	Nombre de fruits obtenus.	Nombre de fleurs fécondées.	Nombre de fruits obtenus.
Cistus albidus	1867	5	0	5	0	3	3
— corsicus	1868	3	0	3	0	3	3
— creticus	1868	6	0	4	0	7	7
— incanus	1868	3	0	7	0	3	2
— villosus	1867	7	0	4	0	4	4
— hirsutus	1868	1	0	2	0	»	»
— ladaniferus	1867	2	1	1	0	»	»
	1868	3	0	»	»	»	»
— ololeucos	1868	∞	0	∞	0	4	4
— laurifolius	1867	4	2	»	»	3	3
	1868	8	8	»	»	»	»
— populifolius	1867	6	0	5	0	»	»
	1868	3	0	»	»	3	3
— salvifolius	1867	5	0	4	0	6	6

B. Cette irritabilité des étamines citée plus haut a été constatée depuis longtemps dans les *Helianthemum*, mais personne, que je sache, ne l'a indiquée chez les Cistes proprement dits. Vaillant est le premier qui l'ait découverte. Kœlreuter, Medicus et d'autres l'ont également observée. D'après Medicus, cité par Meyen (1) dans son traité de physiologie, les étamines des *Hel. vulgare apenninum*, touchées légèrement à leur base, s'écartent

(1) F. J. F. Meyen. *Pflanzen-Physiologie.*, Tom. III. p. 508.

immédiatement et se rapprochent de la corolle. Toute irritation cessant, elles se redressent, reviennent vers le pétiole avec d'autant plus de force qu'elles se sont écartées davantage et appliquent leurs anthères sur le stigmate.

J'ai observé les mêmes phénomènes d'irritabilité dans plusieurs autres espèces d'*Helianthemum*, notamment dans les *Hel. formosum*, *halimifolium formosum*, *Tuberaria*, *roseum*, etc.

CROISEMENTS BINAIRES DE PREMIÈRE GÉNÉRATION GENRE CISTUS

C. albidus, fécondé par

3 *C. corsicus* (*C. albescens* Bornet) (1).
1865. 6 fleurs. 5 capsules bien développées. Bonnes graines, semées à part. 94 hybrides.
1 *C. creticus* (*C. albatus* Bornet).
1862. 5 fleurs. 5 capsules bien développées. 600 graines, semées en mélange. 110 hybrides; plusieurs *C. albidus*.
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 131 hybrides.
2 *C. crispus* (*C. albicans* Bornet).
1862. 6 fleurs. 5 capsules bien développées. Bonnes graines, semées à part. 42 hybrides.
4 *C. incanus* (*C. albineus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 71 hybrides.
C. ladaniferus.
1862. 13 fleurs, rien.
1865. 11 fleurs, rien.
C. monspeliensis.
1862. 6 fleurs, rien.
1865. 8 fleurs, rien.
C. populifolius.
1862. 5 fleurs, rien.
1863. 6 fleurs, rien.
1865. 4 fleurs, rien.
C. salvifolius.
1862. 10 fleurs, rien.
1865. 10 fleurs, rien.
C. vaginatus.
1868. 3 fleurs, rien.
5 *C. villosus* (*C. albulus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 2 fruits bien développés. 4 altérés par les insectes. Bonnes graines. 170 hybrides.
C. albidus.
1867. A × A. 5 fleurs, rien.
C. albidus.
1867. B × B. 5 fleurs, rien.

(1) Les noms entre parenthèses sont les noms des hybrides.

C. albidus.
1867. Pollen de la même fleur avec pollen de *C. ladaniferus.* 3 fleurs, rien.
C. albidus. A × B.
1867. 3 fleurs, rien.
Helianthemum Halimifolium.
1862. 10 fleurs, rien.
222 *C. albidus* avec addition de *C. heterophyllus.*
1869.

C. crispus, fécondé par

8 *C. albidus* (*C. corsicanus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 49 hybrides.
27 *C. corsicus* (*C. crispans* Bornet).
1865. 5 fleurs. 3 fruits. 30 graines. 3 hybrides.
33 *C. creticus.* (*C. crispatus* Bornet).
1865. 5 fleurs. 4 fruits assez bien développés. Bonnes graines. 7 hybrides.
C. incanus.
1868. 4 fleurs, rien.
36 *C. ladaniferus.*
1863. 5 fleurs, 2 fruits : 1 bien. 1 à demi développé. 30 graines,
1865. 6 fleurs. 2 fruits. 13 graines.
37 *C. laurifolius.*
1863. 6 fleurs. 1 fruit incomplètement développé. 7 graines.
1865. 7 fleurs. 3 fruits assez bien développés. Peu de graines.
C. monspeliensis.
1863. 6 fleurs, rien.
1865. 17 fleurs, rien.
1866. 5 fleurs, rien.
34 *C. villosus.*
1865. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Beaucoup de graines, semées à part. 148 hybrides.
1868. 4 fleurs. 1 fruit.

C. hirsutus, fécondé par

201 *C. ladaniferus var. maculatus.*
1862. 5 fleurs, rien.
1863. 5 fleurs, rien.
1865. 10 fleurs, rien.
1866. 6 fleurs, rien.
1868. 6 fleurs. 4 fruits mal développés. 20 graines. 8 hybrides.
127 *C. Laurifolius.*
1863. 3 fleurs, rien.
1865. 10 fleurs, rien.
1866. 6 fleurs. 4 fruits mal développés, 8 graines. 2 hybrides.
57 *C. monspeliensis.*
1862 4 fleurs. 2 hybrides.
1866. 5 fleurs. 2 capsules bien développées (3 mangées). Bonnes graines. 30 hybrides.
35 *C. populifolius.*
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 15 hybrides.

10 *C. salvifolius* (*C. obtusifolius*, Sweet).

1862. 4 fleurs. 4 fruits bien développés. 80 graines, semées en mélange.

1863. 6 fleurs. 6 fruits incomplètement développés. 100 graines, semées en mélange. 8 hybrides.

200 *C. sericeus*.

1868. 5 fleurs. 4 fruits peu développés, 8 graines.

C. villosus.

1862. 8 fleurs, rien.

C. hirsutus.

1868. A × A. 1 fleur, rien.

1868. A × A. Avec addition de pollen de *C. ladaniferus*. 2 fleurs. 1 fruit.

1868. B × B. 2 fleurs, rien.

C. ladaniferus var. maculatus, fécondé par

14 *C. albidus*.

1862. 5 fleurs. 5 fruits dont 4 bien développés. Peu de bonnes graines. 1 hybride.

1863. 5 fleurs. 5 fruits: 3 bien, 2 mal développés. Peu de bonnes graines.

1865. 7 fleurs. 7 fruits bien développés. Peu de graines embryonées.

1868. 4 fleurs. 3 fruits.

46 *C. corsicus*.

1865. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 2 mal développés. Quelques graines. 1 hybride.

15 *C. creticus* (*C. purpureus* Lamk).

1862. 5 fleurs, 5 fruits bien développés. Peu de bonnes graines. 1 hybride. 4 *C. ladaniferus*.

1865. 5 fleurs. 5 fruits mal développés. Très peu de graines embryonées. 2 hybrides.

1867. 5 fleurs. 5 fruits.

1868. 6 fleurs. 5 fruits.

43 *C. crispus*.

1863. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. ∞ de bonnes graines. 5 *ladaniferus*.

1865. 11 fleurs. 9 fruits assez bien développés. Peu de bonnes graines. N'ont pas levé.

1867. 5 fleurs. 3 fruits.

1868. 3 fleurs. 3 fruits.

16 *C. hirsutus*.

1862. 5 fleurs. 4 fruits à demi développés. Beaucoup de bonnes graines. 12 hybrides.

50 *C. incanus*.

1865. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. Graines inembryonées.

1866. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. 468 graines. 1 hybride.

1867. 4 fleurs. 4 fruits.

18 *C. laurifolius* (*C. cyprius* Lamk).

1862. 5 fleurs. 4 fruits à demi développés. ∞ de bonnes graines semées en mélange.

1863. 5 fleurs. 5 fruits : 2 bien, 3 mal développés. ∞ de bonnes graines, semées en mélange. 35 hybrides.

1865. 5 fleurs. 5 fruits : 4 bien, 1 incomplètement développé. Bonnes graines, semées à part. 2 hybrides.

19 *C. monspeliensis* (*C. floridus* Bornet).

1862. 6 fleurs. 2 fruits à demi développés. ∞ de bonnes graines, semées en mélange. 12 hybrides. 1 *ladaniferus*.

20 *C. populifolius.*
1862. 8 fleurs. 8 fruits incomplètement développés. Beaucoup de graines.
C. ladaniferus.
1865. 13 fleurs. 9 fruits : 6 bien, 3 mal développés. Beaucoup de graines sans embryon. 1 hybride.
1867. 5 fleurs. 5 fruits.
21 *C. salvifolius.*
1862. 5 fleurs. 5 fruits à demi développés. Peu de graines.
1863. 6 fleurs. 6 fruits incomplètement développés. Peu de graines.
1865. 21 fleurs. 7 fruits bien, 12 incomplètement développés. Très peu de bonnes graines. 4 hybrides.
54 *C. sericeus.*
1865. 5 fleurs. 4 fruits mal développés. Très peu de graines embryonées.
1866. 1 fleur, rien.
1868. 4 fleurs, rien.
C. vaginatus.
1867. 1 fleur, rien.
22 *C. villosus.*
1862. 7 fleurs. 6 fruits bien développés. 1 hybride. 7 *ladaniferus.*
1865. 8 fleurs. 4 fruits. 1 bien, 3 mal développés. Graines paraissant inembryonées.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Graines nombreuses, la plupart inembryonées.
C. ladaniferus var. maculatus.
A × A. 1867. 2 fleurs. 1 fruit.
1868. 3 fleurs, rien.
B × B. 1867. 1 fleur, rien.
202 *Helianthemum formosum.*
1868. 5 fleurs. 1 fruit bien développé. 96 bonnes graines.
Helianthemum halimifolium.
1862. 5 fleurs, rien.
Helianthemum Tuberaria.
1862. 5 fleurs, rien.
1868. 1 fleur, rien.
17 *C. ladaniferus var. ololeucos* (*C. hypoladaniferus* Bornet).
1862. 4 fleurs. 4 fruits bien développés. ∞ de bonnes graines, semées en mélange. 12 hybrides.
228 id. avec addition de *C. laurifolius.*
1869.

C. ladaniferus var. ololeucos, fécondé par

61 *C. albidus.*
1865. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. Peu de graines embryonées.
65 *C. corsicus.*
1865. 8 fleurs. 7 fruits mal développés. Graines paraissant inembryonées.
68 *C. creticus.*
1865. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. Peu de graines embryonées.
1866. 4 fleurs. 4 fruits bien développés. Peu de graines embryonées.
C. crispus.
1865. 5 fleurs. 3 fruits.
120 *C. hirsutus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits dont 3 incomplètement développés. 1077 graines. 17 hybrides.
122 *C. incanus.*

1865. 4 fleurs. 3 fruits.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Peu de graines embryonées.

128 *C. laurifolius.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 1850 graines. 42 hybrides.

C. monspeliensis.
1866. 10 fleurs, rien.

12 *C. populifolius.*
1862. 6 fleurs. 6 fruits incomplètement développés. Peu de bonnes graines. 2 hybrides. 1 *C. ololeucos.*
1863. 6 fleurs. 5 fruits incomplètement développés. Peu de bonnes graines. 6 hybrides.

148 *C. salvifolius.*
1865. 5 fleurs. 3 fruits.
1866. 7 fleurs. 5 fruits bien développés. Graines nombreuses, la plupart inembryonées.

13 *C. villosus.*
1862. 5 fleurs. 5 fruits incomplètement développés. Peu de bonnes graines. 1 hybride.
1863. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Peu de bonnes graines. 2 hybrides.
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Graines paraissant inembryonées.

11 *C. ladaniferus var. maculatus* (*C. epiladaniferus* Bornet).
1862. 9 fleurs. 9 fruits bien développés. ∞ de bonnes graines, semées en mélange. 6 métis.
1863. 5 fleurs, 5 fruits bien développés. de bonnes graines, semées en mélange. 20 métis.

C. ladaniferus var. ololeucos (bouture).
1666. 5 fleurs, rien.

62 *C. ladaniferus var. ololeucos* (semis).
1865. 1 fleur. 1 fruit bien développé. Beaucoup de bonnes graines. Métis nombreux.
1868. 4 fleurs. 4 fruits bien développés. Beaucoup de bonnes graines. Nombreux métis.

Helianthemum procumbens.
1866. 2 fleurs, rien.

86 *Helianthemum Tuberaria.*
1865. 5 fleurs. 1 fruit.
1866. 2 fleurs. 1 fruit peu développé. 62 graines.
1867. 8 fleurs, rien.

C. laurifolius, fécondé par

79 *C. albidus.*
1865. 5 fleurs. 5 fruits.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Graines paraissant inembryonées.

63 *C. creticus.*
1865. 7 fleurs. 7 fruits.
1866. 5 fleurs. 5 fruits assez bien développés. Très peu de graines embryonées.

44 *C. crispus.*
1863. 12 fleurs. 9 fruits incomplètement développés. Peu de bonnes graines.
1865. 11 fleurs. 11 fruits plus ou moins développés. Graines paraissant inembryonées.

45 *C. hirsutus* (*C. oblongifolius* Sweet).

1863. 6 fleurs. 5 fruits à demi développés. 70 bonnes graines. 3 hybrides.
1865. 5 fleurs. 3 fruits peu développés. Beaucoup de graines inembryonées.

23 *C. ladaniferus* (*C. cyprus* Bornet).
1862. 6 fleurs. 3 fruits bien développés. 180 graines, semées en mélange. 15 hybrides.
1863. 12 fleurs. 6 fruits à demi développés. 300 graines.

47 *C. monspeliensis* (C. Ledon Lamk).
1863. 6 fleurs. 4 fruits à demi développés. 76 graines. 6 hybrides.
1865. 13 fleurs. 3 fruits mal développés. 15 graines. 7 hybrides.

C. populifolius.
1865. 10 fleurs. 6 fruits.
1866. 5 fleurs, rien.
1868. 5 fleurs. 2 fruits.

145 *C. salvifolius.*
1865. 15 fleurs. 12 fruits.
1866. 5 fleurs. 5 fruits mal développés. Graines nombreuses mais inembryonées.
1867. 5 fleurs. 5 fruits.
1868. 5 fleurs. 4 fruits.

C. sericeus.
1866. 2 fleurs, rien.

48 *C. villosus.*
1863. 9 fleurs. 2 fruits bien développés. 5 graines.
1865. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. Graines inembryonées.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Très peu de graines, paraissent inembryonées, n'ont pas levé.

C. laurifolius.
A × A. 1867. 4 fleurs. 2 fruits.
1868. 8 fleurs. 8 fruits.

170 A × A. Avec pollen de *C. populifolius.*
1867. 5 fleurs. 4 fruits.
A × B. 1868. 3 fleurs. 3 fruits.

Helianthemum Tuberaria.
1866. 5 fleurs, rien.

C. monspeliensis, fécondé par

C. albidus.
1863. 9 fleurs, rien.

C. crispus.
1865. 10 fleurs, rien.
1866. 7 fleurs, rien.

119 *C. hirsutus.*
1865. 7 fleurs. 2 fruits.
1866. 5 fleurs. 2 fruits. 12 graines.
1867. 8 fleurs. 8 fruits.
1868. 5 fleurs. 1 fruit peu développé. 11 graines inembryonées.

C. ladaniferus var. maculatus.
1862. 8 fleurs.
1863. 7 fleurs. 1 fruit.
1865. 14 fleurs, rien.
1868. 5 fleurs. 1 fruit.

49 *C. laurifolius.*
1863. 9 fleurs. 6 fruits avortés. 6 graines.

1865. 7 fleurs, rien.
1866. 5 fleurs, rien.
1867. 5 fleurs, rien.
1868. 5 fleurs. 1 fruit mal développé. 4 graines.

204 *C. populifolius.*
25 1862. 7 fleurs. 5 fruits bien développés. 50 graines.
1863. 6 fleurs. 1 fruit bien développé. 12 graines.
1865. 11 fleurs. 4 fruits assez bien développés, 42 graines.
1866. 8 fleurs. 5 fruits bien développés. 68 graines.
1868. 6 fleurs. 1 fruit mal développé, 5 graines.

26 *C. salvifolius.*
1862. 8 fleurs. 6 fruits bien développés. 60 graines.
1863. 6 fleurs. 6 fruits.
1865. 8 fleurs. 5 fruits assez bien développés. Peu de graines.
1866. 8 fleurs. 1 fruit incomplètement développé. 4 graines. N'ont pas levé.
1867. 10 fleurs. 10 fruits.
1868. 5 fleurs. 1 fruit bien développé. 12 graines.

C. sericeus.
1866. 5 fleurs, rien.

C. villosus.
1862. 8 fleurs, rien.
1865. 11 fleurs, rien.

C. polymorphus, subspecies corsicus, fécondé par

6 *C. albidus* (*C. corsicanus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits assez bien développés. Bonnes graines, semées à part. 29 hybrides.

7 *C. crispus* (*C. corsincola* Bornet).
1865. 5 fleurs. 1 fruit mal développé. Peu de graines.

C. polymorphus, subspecies villosus.
1868. 3 fleurs. 5 fruits.

C. polymorphus subsp. corsicus.
A × A. 1868. 3 fleurs, rien.
B × B. 1868. 3 fleurs, rien.
C × C. 1868. 3 fleurs. 3 fruits.

C. polymorphus subspec. creticus, fécondé par

9 *C. albidus* (*C. cretæus* Bornet).
1865, 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 120 hybrides.

C. corsicus.
1868. 4 fleurs. 4 fruits.

24 *C. crispus* (*C. cretanus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. Beaucoup d'hybrides.
1868. 5 fleurs, rien.

121 *C. incanus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés dont 1 mangé. 578 graines: 55 hybrides.

C. salvifolius.
1862. 7 fleurs, rien.

C. vaginatus.

1868. 5 fleurs. 5 fruits.
154 *C. villosus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 609 graines. 11 hybrides.
C. creticus.
A × A. 1868. 6 fleurs, rien.
B × B. 1868. 4 fleurs, rien.
C × C. 1868. 7 fleurs. 7 fruits.

C. polymorphus subspec. incanus, fécondé par

42 *C. albidus* (*C. candicans* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits assez développés. Bonnes graines, semées à part. 99 hybrides.
C. corsicus.
1868. 8 fleurs. 6 fruits.
58 *C. creticus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits. 4 bien développés, 1 mangé. 359 graines. 57 hybrides.
81 *C. crispus* (*C. canescens* Bornet).
1866. 5 fleurs. 5 fruits, 4 incomplètement développés, 1 mangé. 177 graines. 36 hybrides.
C. villosus.
1868. 9 fleurs. 6 fruits.
C. incanus.
A × A. 1868. 3 fleurs, rien.
B × B. 1868. 4 fleurs, rien.
Mélange de pollen de la même fleur et d'une autre fleur du même pied.
1868. 3 fleurs, rien.
C × C. 1868. 3 fleurs. 2 fruits.

C. polymorphus subspec. villosus, fécondé par

32 *C. albidus* (*C. villiferus* Bornet).
1862. 7 fleurs. 7 fruits bien développés. ∞ de bonnes graines, semées en mélange. 101 hybrides.
226 *C. corsicus.*
1868. 5 fleurs. 5 fruits.
C. creticus.[1]
66 1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 335 graines. 7 hybrides.
196 1868. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 248 graines.
28 *C. crispus* (*C. villosissimus* Bornet).
1865. 6 fleurs. 6 fruits assez bien développés. Peu de bonnes graines, semées à part. 29 hybrides.
123 *C. incanus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 453 graines. 49 hybrides.
C. ladaniferus var. maculatus.
1862. 8 fleurs, rien.
1865. 12 fleurs, rien.
1867. 5 fleurs, rien.
C. ladaniferus var. ololeucos.
1862. 4 fleurs, rien.
C. laurifolius
1863. 5 fleurs, rien.

C. monspeliensis.
1862. 6 fleurs, rien.
1863. 5 fleurs, rien.
C. salvifolius.
1862. 8 fleurs, rien.
C. vaginatus.
1867. 4 fleurs, rien.
1868. 6 fleurs, rien.
C. villosus.
A × A. 1866. 3 fleurs, rien. Pollen de la même fleur additionné de pollen de *C. ladaniferus.*
1867. 5 fleurs, rien.
B × B. 1867. 4 fleurs, rien.
C × C. 1868. 4 fleurs. 4 fruits.

C. **populifolius**, fécondé par

C. albidus.
1862. 2 fleurs, rien.
C. creticus.
1862. 7 fleurs, rien.
29 *C. hirsutus* (*C. laxus* D. C.).
1865. 7 fleurs. 6 fruits bien développés. Bonnes graines semées à part. 20 hybrides.
C. ladaniferus var. maculatus.
1862. 10 fleurs, rien.
1865. 12 fleurs, rien.
C. ladaniferus var. ololeucos.
1862. 2 fleurs, rien.
C. laurifolius.
1865. 6 fleurs, rien.
1866. 3 fleurs, rien.
1868. 3 fleurs, rien.
60 *C. monspeliensis.*
1862. 3 fleurs, rien.
1865. 14 fleurs. 3 fruits bien, 5 mal développés. Bonnes graines semées à part. 6 hybrides.
1866. 17 fleurs, rien.
1867. 10 fleurs, rien.
52 *C. salvifolius* (*C. cupanianus* Sweet).
1862. 5 fleurs, rien.
1863. 6 fleurs. 1 fruit bien développé. 43 graines. 8 hybrides.
1865. 1 fleur. 1 fruit bien développé. 30 graines. 17 hybrides.
C. sericeus.
1866. 8 fleurs, rien.
C. villosus.
1862. 5 fleurs, rien.
C. populifolius.
A × A. 1867. 6 fleurs, rien.
B × B. 1867. 5 fleurs, rien.
1868. 3 fleurs, rien.
C × C. 1868. 3 fleurs. 3 fruits.
Helianthemum halimifolium.
1862. 4 fleurs, rien.

C. salvifolius, fécondé par

C. albidus.
1862. 7 fleurs, rien.
1865. 12 fleurs, rien.
C. creticus.
1862. 6 fleurs, rien.
55 *C. hirsutus.*
1865. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Bonnes graines, semées à part. 18 hybrides.
125 *C. ladaniferus.*
1862. 3 fleurs, rien.
1865. 8 fleurs, rien.
1866. 1 fleur. 1 fruit bien développé. 21 graines.
1867. 14 fleurs. 5 fruits.
59 *C. laurifolius.*
1865. 11 fleurs. 7 fruits assez bien développés. Bonnes graines, semées à part. 3 hybrides.
30 *C. monspeliensis.*
1862. 11 fleurs. 4 fruits à demi développés. 200 graines, semées en mélange. 19 hybrides.
1865. 5 fleurs. 3 fruits assez bien développés. Bonnes graines. 2 hybrides.
1866. 12 fleurs. 8 fruits bien développés. 518 graines. 1 hybride.
1867. 14 fleurs. 14 fruits.
31 *C. populifolius* (*C. corbariensis* Pourret).
1862. 8 fleurs. 6 fruits : 3 bien, 3 mal développés. 250 graines. 2 hybrides.
1863. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. 200 graines semées en mélange. 54 hybrides.
C. sericeus.
1866. 6 fleurs. 3 fruits.
C. salvifolius.
A × A. 1867. 5 fleurs, rien.
Avec pollen de *C. incanus.*
1867. 5 fleurs, rien.
B × B. 1867. 4 fleurs, rien.
A × B. 1867. 4 fleurs. 4 fruits.
B × A. 1867. 2 fleurs. 2 fruits.
234 id. avec addition de *C. populifolius.*
1869.

C. sericeus, fécondé par

129 *C. monspeliensis.*
1866. 8 fleurs. 4 fruits mal développés. Graines paraissant inembryonées.
134 *C. populifolius.*
1866. 6 fleurs. 2 fruits imparfaitement développés. 25 graines.
C. villosus.
1863. 6 fleurs, rien.
135 *Helianth. procumbens.*
1866. 3 fleurs. 2 fruits imparfaitement développés. 28 graines.
149 *H. Tuberaria.*
1866. 6 fleurs. 2 fruits incomplètement développés. 21 graines. N'ont pas levé.
142. *H. rhodanthum.*
1866. 6 fleurs. 4 fruits à demi développés. 109 graines.

C. vaginatus, fécondé par

C. albidus.
1868. 4 fleurs, rien.
C. creticus.
1868. 1 fleur, rien.
C. villosus.
1868. 4 fleurs, rien.

GENRE HELIANTHEMUM

H. formosum, fécondé par

C. populifolius.
1868. 4 fleurs, rien.
C. salvifolius.
169 1866. 4 fleurs. 4 fruits peu développés. 20 graines.
197 1868. 11 fleurs. 4 fruits dont 1 peu développé. 41 graines.
H. Tuberaria.
1868. 4 fleurs. 1 fruit.
H. formosum.
1866. 3 fleurs, rien.

H. halimifolium, fécondé par

198 *C. hirsutus.*
1868. 2 fleurs. 1 fruit assez développé. 7 graines.
C. ladaniferus.
1863. 5 fleurs, rien.
1868. 2 fleurs, rien.
C. laurifolius.
1868. 6 fleurs, rien.
56 *C. salvifolius* (*C. heterogenus*, Bornet).
1863. 8 fleurs. 4 fruits. 15 graines. 3 hybrides.
1868. 5 fleurs, rien.

H. procumbens, fécondé par

C. monspeliensis.
1865. 6 fleurs. 1 fruit.
Hel. Tuberaria.
1865. 5 fleurs. 5 fruits.

H. Tuberaria, fécondé par

Hel. formosum.
209 1868. 2 fleurs. 2 fruits bien développés. 133 graines.
136 *H. procumbens.*
1866. 2 fleurs. 2 fruits.
143 *H. rhodanthum.*
1866. 3 fleurs. 2 fruits.

HYBRIDES BINAIRES DE DEUXIÈME GÉNÉRATION (1)

C. albidus × *C. creticus* (*C. albatus* Bornet, n° 1).
111 A × A. 1865. 4 fleurs. 2 fruits assez bien développés. Bonnes graines. 5 hybrides.
B × B. 1866. 5 fleurs, rien.
C × C. 1866. 5 fleurs, rien.
D × D. 1866. 9 fleurs, rien.
108 A × B. 1865. 2 fleurs. 2 fruits.
69 B × A. 1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 610 graines. 66 hybrides.
C × D. 1866. 4 fleurs, rien.
D × C. 1866. 7 fleurs, rien.
D × A. 1866. 3 fleurs. 2 fruits.
223 1869. Graines spontanées.
224 1869. Graines spontanées.
fécondé par
C. villiferus (*villosus* × *albidus* n° 32).
150 1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 657 graines. 1 hybride.
C. creticus × *C. albidus.*
181 1868. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 285 graines.

C. albidus × *C. crispus* (n° 2). (*C. albicans* Bornet.)
A × A. 1865. 2 fleurs, rien.
105 B × B. 1865. 8 fleurs. 2 fruits. 4 hybrides.
— 1866. 5 fleurs, rien.
C × C. 1866. 7 fleurs, rien.
— 1866. 4 fleurs, rien.
D × D. 1866. 5 fleurs, rien.
72 B × A. 1865. 8 fleurs. 2 fruits.
— 1866. 4 fleurs. 3 fruits : 1 bien, 2 mal développés. 25 graines. 2 hybrides.
C × D. 1866. 5 fleurs. 4 fruits.
D × C. 1866. 5 fleurs. 4 fruits.
107 1866. 5 fleurs. 1 fruit assez bien développé. 13 graines. 3 hybrides.

C. albicans (n° 1) × *C. pulverulentus* (*crispus* × *albidus* n° 8).
B × B. 1865. 5 fleurs. 3 fruits.
C × D. 1868. 3 fleurs. 3 fruits.
137 D × D. 3 fleurs. 3 fruits bien développés. 28 graines. 1 hybride.

C. albidus × *C. corsicus*, n° 3.
D × D. 1868. 4 fleurs. 4 fruits.
fécondé par
C. corsicus × *C. albidus* (n° 6).
1868. 4 fleurs. 4 fruits.

C. albidus × *C. incanus.*
A × A. 1868. 1 fleur, rien.
A × B. 1868. 2 fleurs, rien.
fécondé par
C. incanus × *C. albidus* (n° 42).
1868. 4 fleurs. 4 fruits.

(1) Y sont compris les hybrides issus du croisement de 2 hybrides inverses de 1re génération. C'est indiqué par les mots *fécondé par*, qui relient l'hybride précédent (en italique) avec le ou les hybrides suivants, dans le même alinéa.

C. crispus × *C. albidus* (*C. pulverulentus* Pourret).
A × A. 1865. 5 fleurs, rien.
B × B. 1866. 3 fleurs, rien.
C × C. 1866. 7 fleurs. 3 fruits.
D × D. 1866. 2 fleurs, rien.
106 A × B. 1865. 8 fleurs. 2 fruits.
D × C. 1866. 3 fleurs, rien.
fécondé par
75 *C. albicans*.
A × A. 1865. 2 fleurs. 1 fruit.
— 1866. 5 fleurs. 3 fruits incomplètement développés. 25 graines.
B × B. 1866. 7 fleurs. 4 fruits.
C × C. 1868. 5 fleurs. 2 fruits.
D × D. 1866. 4 fleurs. 2 fruits.
E × D. 1866. 3 fleurs. 3 fruits.

C. creticus × *C. albidus* (*C. cretœus* Bornet) (n° 9).
A × A. 1868. 3 fleurs, rien.
B × B. 1868. 2 fleurs, rien.
172 C × C. 1868. 2 fleurs. 2 fruits. 130 graines.
D × D. 1868. 3 fleurs, rien.
fécondé par
C. albidus × *C. creticus* (n° 1).
173 1868. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. 519 graines.

C. hirsutus × *C. salvifolius* (n° 10). (*C. obtusifolius* Sweet.)
A × A. 1865. 3 fleurs, rien.
— 1866. 3 fleurs, rien.
B × B. 1866. 6 fleurs, rien.
C × C. 1866. 5 fleurs, rien.
D × D. 6 fleurs. 1 fruit.
A × B. 1865. 2 fleurs. 1 fruit.
— 1866. 5 fleurs, rien.
— 1868. 3 fleurs, rien.
B × A. 1866. 3 fleurs, rien.
C × D. 1866. 4 fleurs, rien.
D × C. 1866. 6 fleurs, rien.
fécondé par
C. salvifolius × *C. hirsutus* (n° 55).
1868. 5 fleurs, rien.
210 1868. Graines prises sur un pied isolé spontané.

C. ladaniferus var. ololeucos × *C. ladaniferus var. maculatus*.
A × A. 1866. 3 fleurs, rien.
B × B. 1866. 2 fleurs, rien.
C × C. 1866. 1 fleur, rien.
D × D. 1866. 1 fleur, rien.
A × B. 1866. 3 fleurs. 3 fruits.
B × A. 1866. 2 fleurs, rien.
C × D. 1866. 1 fleur, rien.
D × C. 1866. 1 fleur, rien.

C. ladaniferus var. maculatus × *C. ladaniferus var. ololeucos*.
A × A. 1866. 2 fleurs, rien.

B × B. 1866. 2 fleurs. 1 fruit.
A × B. 1866. 1 fleur. 1 fruit.
B × A. 1866. 1 fleur. 1 fruit.

C. ladaniferus × *C. monspeliensis*. (*C. floridus* Bornet.)
A × A. 1865. 4 fleurs, rien.
B × B. 1865. 4 fleurs, rien.
B × A. 1865. 2 fleurs, rien.

C. laurifolius × *C. ladaniferus*. (*C. cyprus* Bornet.)
112 B × B. 1866. 6 fleurs. 5 fruits mal développés. 18 bonnes graines. 6 hybrides.

C. creticus × *C. crispus* (nº 24). (*C. cretanus* Bornet.)
C × C. 1868. 1 fleur, rien.

C. villosus × *C. crispus* (nº 28).
189 A × A. 1868. 3 fleurs, 1 fruit bien développé. 38 graines.
C × C. 1868. 2 fleurs, rien.

C. populifolius × *C. hirsutus* (nº 29).
D × D. 1868. 5 fleurs, rien.
fécondé par
C. hirsutus × *C. populifolius* (nº 35).
199 1868. 4 fleurs. 1 fruit peu développé. 9 graines.

C. salvifolius × *C. populifolius* (nº 31). (*C. corbariensis* Pourret.)
A × A. 1865. 7 fleurs, rien.
— 1866. 6 fleurs, rien.
B × B. 1865. 2 fleurs, rien.
— 1866. 4 fleurs, rien.
C × C. 1865. 2 fleurs, rien.
— 1866. 5 fleurs, rien.
D × D. 1866. 5 fleurs, rien.
93 A × B. 1865. 2 fleurs. 2 fruits. Peu de graines.
— 1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 68 graines.
92 B × A. 1865. 4 fleurs. 2 fruits. Peu de graines.
— 1866. 4 fleurs. 3 fruits bien développés. 21 graines.
C × D. 1866. 4 fleurs. 3 fruits.
D × C. 1865. 1 fleur. 1 fruit.
— 1866. 3 fleurs. 1 fruit.
fécondé par
C. populifolius × *C. salvifolius* (52). (*C. cupanianus* Sweet.)
94 1865. 3 fleurs. 3 fruits bien développés. 30 graines.
1866. 6 fleurs. 4 fruits bien développés. 43 graines. 3 hybrides.
96 1866. 5 fruits bien développés. 53 graines.
1866. 6 fleurs. 3 fruits bien développés, 30 graines.

C. villosus × *C. albidus* (nº 32). (*C. villiferus* Bornet.)
A × A. 1865. 5 fleurs, rien.
B × B. 1865. 7 fleurs, rien.
C × C. 1866. 7 fleurs, rien.
D × D. 1866. 5 fleurs, rien.
109 A × B. 1865. 5 fleurs. 2 fruits mal développés. 6 graines.
109 C × D. 1866. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. 336 graines. 10 hybrides.

B × A. 1865. 5 fleurs, rien.
151 D × C. 1866. 4 fleurs. 3 fruits bien développés. 90 graines. 1 hybride.
fécondé par
70 *C. albatus* (n° 1).
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 333 graines. 18 hybrides.
C. albidus × *C. villosus* (n° 5).
178 1868. 5 fleurs. 5 fruits dont 2 mangés. 177 graines.

C. hirsutus × *C. populifolius* (n° 35).
D × D. 1868. 4 fleurs. 2 fruits.
fécondé par
C. populifolius × *C. hirsutus* (n° 29).
208 1868. 5 fleurs. 5 fruits incomplètement développés. 19 graines.

C. incanus × *C. albidus* (n° 42).
C × D. 1868. 1 fleur. 1 fruit.
fécondé par
C. albidus × *C. incanus* (n° 4). 1868. 3 fleurs. 3 fruits.

C. populifolius × *C. salvifolius*. (*C. cupanianus* Sweet).
A × A. 1863. 5 fleurs, rien.
— 1865. 3 fleurs, rien.
— 1866. 6 fleurs, rien.
B × B. 1865. 3 fleurs, rien.
— 1866. 5 fleurs, rien.
C × C. 1865. 6 fleurs, rien.
— 1866. 7 fleurs, rien.
D × D. 1865. 9 fleurs, rien.
— 1866. 6 fleurs, rien.
39 A × B. 1863. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 58 graines. 7 hybrides.
— 1865. 3 fleurs. 3 fruits bien développés. Bonnes graines.
— 1866. 5 fleurs, rien.
B × A. 1865. 5 fleurs. 2 fruits.
— 1866. 4 fleurs, rien.
98 A × C. 1865. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. Bonnes graines.
97 C × A. 1865. 5 fleurs. 2 fruits.
100 B × C. 1865. 5 fleurs. 1 fruit.
159 C × B. 1865. 5 fleurs. 2 fruits.
— 1866. 1868.
fécondé par
95 *C. corbariensis*. 1865. 3 fleurs. 2 fruits.
— 1866. 7 fleurs. 7 fruits.
38 — 1866. 5 fleurs, rien.
99 — 1866. 6 fleurs. 5 fruits bien développés. 56 graines. 4 hybrides.
— 1866. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 17 graines. 3 hybrides.

C. salvifolius × *C. hirsutus*.
C × C. 1868. 1 fleur, rien.
fécondé par
C. hirsutus × *C. salvifolius* (n° 10). 1868. 5 fleurs. 1 fruit.

C. incanus × *C. creticus*.
fécondé par

C. creticus × *C. incanus* (n° 121). 1868. 6 fleurs. 5 fruits.

C. obtusifolius (n° 10)
fécondé par
171 *C. obtusifolius*
1865. 1 fruit incomplètement développé. 3 bonnes graines.

C. villoso-albidus
fécondé par
190 *C. albido-villosus.*
1868. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 208 graines.

160 *C. cyprius* (*ladaniferus* × *laurifolius.* n° 18).
1866. 11 fruits incomplètement développés. 100 graines. 2 hybrides.

161 *C. cyprus* (*laurifolius* × *ladaniferus* n° 23).
1866. 5 fruits incomplètement développés. 26 graines. 4 hybrides.

CROISEMENTS D'HYBRIDES BINAIRES DE PREMIÈRE GÉNÉRATION ET D'HYBRIDES BINAIRES DE DEUXIÈME GÉNÉRATION.

87 *C. cupanianus* fécondé par *C.* (*cupaniano-cupanianus*) (n° 39/6).
1866. 5 fleurs. 5 fruits : 1 bien développé. 4 mangés. 12 graines.
88 *C.* (*cupaniano-cupanianus*) (n° 39) fécondé par *C. cupanianus.*
1866. 6 fleurs. 3 fruits bien développés. 40 graines. 1 hybride.

HYBRIDES BINAIRES DE TROISIÈME GÉNÉRATION

179 *C.* (*albato-albatus*) × *C.* (*albato-albatus*) (108 × 108).
1868. 5 fleurs. 5 fruits (dont 1 mangé). 178 graines.
180 *C.* (*albato-albatus*) × *C.* (*albato-albatus*) (108 × 111).
1868. 3 fleurs. 2 fruits bien développés. 214 graines.
233 *C.* (*salvifolio-populifolius* × *C. populifolio-salvifolius*) 38/3.
1869.

CROISEMENTS D'HYBRIDES BINAIRES AVEC UN DE LEURS COMPOSANTS OU HYBRIDES A TROIS QUARTS DE SANG

163 *C. albidus* × *C. albatus* (n° 1).
1866. 5 fruits bien développés. 466 graines. Beaucoup d'hybrides.
218 *C.* (*villoso-albidus*) × *C. albidus.*
1868. 4 fleurs. 2 fruits bien développés. 116 graines.
217 *C. albidus* × *C.* (*villoso-albidus*).
1868. 5 fleurs. 5 fruits bien développés (1 mangé). 466 graines.
221 *C. albidus* fécondé par lui-même avec addition de *C. cretico-albidus.*
70 graines.
73 *C. albidus* × *C. albicans* (n° 2).
1866. 5 fleurs. 3 fruits mal développés. 37 graines. 16 hybrides.
138 *C. albidus* × *C. pulverulentus* (n° 8).
1866. 5 fleurs. 5 fruits assez bien développés. 28 graines. 1 hybride.
165 *C. albidus* × *C. villiferus* (n° 32).
1866. 5 fruits bien développés. 557 graines.

216 *C. albidus* × *C.* (*albido-creticus*).
1868. 11 fleurs. 5 fruits dont 2 mangés. 236 graines.
213 *C. creticus* × (*C. creticus* × *C. albidus*). n° 9.
1868. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 566 graines.
212 *C. creticus* × *C. albatus* n° 1.
1868. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 545 graines.
74 *C. crispus* × *C. albicans* (n° 2).
1866. 5 fleurs. 5 fruits incomplètement développés. 20 graines.
139 *C. crispus* × *C. pulverulentus* (n° 8).
1866. 4 fleurs. 4 fruits incomplètement développés. 20 graines.
168 *C. hirsutus* × *C. obtusifolius* (n° 10).
1866. 6 fleurs. 5 fruits bien développés. 87 graines.
1868. 3 fleurs. 1 fruit.
— × (*C. salvifolius* × *C. hirsutus* n° 55).
1868. 3 fleurs, rien.
— × (*C. hirsutus* × *C. populifolius*).
1868. 3 fleurs. 3 fruits.
118 *C. ladaniferus var. ololeucos* × *C. epiladaniferus* n° 11
1866. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 399 graines. 34 métis.
51 *C. populifolius* × *C. cupanianus* n° 52.
1863. 5 fleurs. 3 fruits bien développés. 160 graines, semées en mélange.
1865. 9 fleurs. 4 fruits.
1866. 9 fleurs. 4 fruits bien développés. 191 graines. 4 hybrides.
91 — × *C. corbariensis* n° 31.
1866. 5 fleurs. 2 fruits, 1 bien, à 1 moitié développé. 67 graines. 9 hybrides.
1868. 5 fleurs, rien.
— × (*C. hirsutus* × *C. populifolius*) (n° 35).
1868. 9 fleurs. 5 fruits.
— × (*C. populifolius* × *C. hirsutus*) (n° 29).
1868. 4 fleurs. 2 fruits.
53 *C. salvifolius* × *C. cupanianus* (n° 52).
1863. 6 fleurs. 6 fruits bien développés. 375 graines.
1868. 4 fleurs. 3 fruits.
90 — × *C. corbariensis* (n° 31).
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 366 graines.
— × (*C. hirsutus* × *C. salvifolius*) (*C. obtusifolius* Sweet).
1868. 6 fleurs. 3 fruits bien développés. 171 graines. 19 hybrides.
71 *C. villosus* × *C. albatus* (n° 1).
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 482 graines. 21 hybrides.
219 — × *C. villiferus* (n° 32).
1868. 4 fleurs. 3 fruits bien développés. 292 graines.
167 1866. 4 fruits bien développés. 366 graines.
220 — × *C.* (*villoso-albidus*) (n° 5).
1868. 4 fleurs. 3 fruits bien développés. 240 graines.
162 (*C. albidus* × *C. creticus*) (n° 1) × *C. albidus*.
1866. 4 fruits bien développés. 593 graines.
211 — × *C. creticus*.
1866. 4 fleurs. 3 fruits bien développés. 1 mangé. 413 graines.
152 — × *C. villosus*.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 629 graines. 34 hybrides
78 (*C. albidus* × *C. crispus*) (n° 2) × *C. albidus*.
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 65 graines. 4 hybrides.
67 — × *C. crispus*.
1865. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 48 graines.

193 *C.* (*villoso-albidus*) (nº 5) × *C.* (*incano-creticus*) (nº 121).
1868. 5 fleurs. 4 fruits bien développés (1 mangé). 180 graines.
82 (*C. crispus* × *C. albidus*) (nº 8) × *C. crispus.*
1866. 5 fleurs. 3 fruits assez bien développés. 27 graines.
1868. 6 fleurs. 6 fruits. 1 hydride.
80 — × *C. albidus.*
1866. 5 fleurs. 3 fruits à demi développés. 24 graines. 1 hybride.
215 *C.* (*albido-creticus*) (nº 9) × *C. albidus.*
1868. 4 fleurs. 4 fruits dont 2 mangés. 339 graines.
214 — × *C. creticus.*
1868. 3 fleurs. 3 fruits bien développés. 201 graines.
— × *C.* (*incano-creticus*) nº 121.
1868. 3 fleurs. 3 fruits.
147 (*C. hirsutus* × *C. salvifolius*) (nº 10) × *C. salvifolius.*
1866. 6 fleurs. 3 fruits bien développés. 171 graines. 19 hybrides.
1868. 6 fleurs. 3 fruits.
(*C. ladaniferus* × *C. hirsutus*) (nº 16) × *C. ladaniferus.*
1866. 5 fleurs, rien.
— × *C. hirsutus.*
1866. 9 fleurs, rien.
124 *C.* (*ladaniferus* × *C. laurifolius*) (nº 18) × *C. ladaniferus.*
1866. 7 fleurs. 5 fruits mal développés. 32 graines. 5 hybrides.
126 — × *C. laurifolius.*
1866. 7 fleurs. 6 fruits mal développés. 32 graines.
(*C. ladaniferus* × *C. monspeliensis* (nº 19) × *C. ladaniferus.*
1866. 8 fleurs, rien.
101 *C. cupanianus* (nº 52 × *C. salvifolius.*
1866. 5 fleurs. 1 fruit bien développé. 12 graines. 4 hybrides.
— × *C. monspeliensis.*
1866. 5 fleurs, rien.
(*C. laurifolius* × *C. ladaniferus*) (nº 23) × *C. ladaniferus.*
1866. 10 fleurs, rien.
187 (*C. villosus* × *C. crispus*) (nº 28) × *C.* (*incano-creticus*) (nº 121).
1868. 6 fleurs. 4 fruits bien développés. 54 graines.
(*C. populifolius* × *C. hirsutus*) (nº 29) × *C. hirsutus.*
1868. 3 fleurs. 3 fruits.
— × *C. populifolius.*
1868. 4 fleurs. 4 fruits.
131 (*C. salvifolius* × *C. populifolius*) (nº 31) × *C. populifolius.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 104 graines. 11 hybrides.
144 — × *C. salvifolius.*
1866. 7 fleurs. 4 fruits bien développés. 34 graines. 15 hybrides.
(*C. villosus* × *C. albidus*) (nº 32) × *C. albidus.*
1866. 8 fleurs. 8 fruits.
— × *C. villosus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits.
64 — × *C. creticus.*
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 274 graines. 11 hybrides.
176 — × *C.* (*incano-creticus*) (nº 121).
1868. 4 fleurs. 4 fruits bien développés.
(*C. hirsutus* × *C. populifolius*) (nº 35) × *C. hirsutus.*
1868. 2 fleurs. 1 fruit.
— × *C. populifolius.*
1868. 3 fleurs. 2 fruits.
(*C. laurifolius* × *C. hirsutus*) (nº 45) × *C. laurifolius.*

1866. 5 fleurs, rien.
— × *C. hirsutus.*
1866. 4 fleurs, rien.
(*C. laurifolius* × *C. monspeliensis*) (n° 47) × *C. laurifolius.*
1866. 5 fleurs, rien.
— × *C. monspeliensis.*
1866. 8 fleurs, rien.
40 (*C. populifolius* × *C. salvifolius*) (n° 52) × *C. populifolius.*
1863. 7 fleurs. 6 fruits bien développés. 110 graines, semées en mélange.
41 — × *C. salvifolius.*
1863. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 78 graines, semées en mélange. 4 hybrides.
(*C. salvifolius* × *C. hirsutus*) (n° 55) × *C. hirsutus.*
1868. 5 fleurs. 2 fruits.
— × *C. salvifolius.*
1868. 4 fleurs, rien.
(*Helianthemum halimifolium* × *C. salvifolius*) (n° 56) × *C. salvifolius.*
1866. 4 fleurs, rien.
— × *Hel. halimifolium.*
1868. 4 fleurs, rien.
110 (*C. hirsutus* × *C. ladaniferus*) × *C. hirsutus.*
1865. 4 fleurs. 2 fruits assez bien développés. Bonnes graines. 5 hybrides.
130 (*C. ladaniferus var. ololeucos* × *C. ladaniferus var. maculatus*) × *C. ladaniferus var. ololeucos.*
1866. 2 fleurs. 2 fruits bien développés. 1919 graines. 66 métis.
166 (*C. villosus* × *C. albidus*) (n° 32) × *C. villosus.*
1866. 5 fruits bien développés. 278 graines.
164 — × *C. albidus.*
1866. 8 fruits bien développés. 461 graines.
185 *C.* (*cretico-incanus*) (n° 58) × *C.* (*albido-villosus*) (n° 32).
1868. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 329 graines.
194 *C.* (*villoso-creticus*) (n° 154) × *C.* (*incano-albidus*) (n° 4).
1868. 5 fleurs. 3 fruits (1 mangé). 230 graines.
227 *C.* (*villoso-albidus*) (n° 51) × *C.* (*incano-creticus*) (n° 121).
1869.
114 *C. orientalis* (*monspeliensis-parviflorus*) × *C. monspeliensis.*
1865. 10 fleurs.
116 *C. elegans* (*incanus-crispus*) × *C. creticus.*
1865. 5 fleurs. 3 fruits mal développés. Peu de graines.
117 — × *C. crispus.*
1865. 5 fleurs. 4 fruits mal développés. Très peu de graines.
146 *C. salvifolius* × *C. obtusifolius* (n° 10).
1866. 6 fleurs. 3 fruits bien développés. 171 graines.

HYBRIDES 3/4 DE SANG DE DEUXIEME GÉNÉRATION

155 *C.* (*populifolio-cupanianus*) (n° 40/1).
1866. 7 fruits bien développés. 85 graines. 21 hybrides.
156 *C.* (*salvifolio-cupanianus*) (n° 41/1).
1866. 5 fruits bien développés. 91 graines. 11 hybrides.
157 *C.* (*cupaniano-populifolius*) (n° 51/1).
1866. 5 fruits bien développés. 65 graines. 9 hybrides.
157/1 Resemé en 1868. 24 hybrides.
158 *C.* (*cupaniano-salvifolius*))n° 53/5).

1866. 5 fruits bien développés. 126 graines. 10 hybrides.
230 C. (*populifolio-salvifolius* (n° 31) × C. *salvifolius*) (n° 144/9).

CROISEMENTS D'HYBRIDES 3/4 DE SANG DIFFÉRENTS

83 C. (*cupaniano-salvifolius*) (n° 53/5) × (C. *cupaniano-populifolius*) (n° 51/7).
1866. 4 fleurs. 2 fruits bien développés. 30 graines. 3 hybrides.
84 C. (*populifolio-cupanianus*) (n° 40/6) × C. (*cupaniano-salvifolius*) (n° 51/7).
1866. 5 fleurs. 5 fruits bien développés. 215 graines. 43 hybrides.
85 C. (*cupaniano-populifolius*) (n° 51/1) × C. (*cupaniano-populifolius*) (n° 51).
89 C. (*cupaniano-salvifolius*) (n° 53/7). × —
232 C. (*salvifolio-populifolius*) × C. (*populifolio-salvifolius*).
1869.
229 C. (*populifolio-cupanianus*) × C. (*cupaniano-salvifolius*).
1869.
132 C. (*cupaniano-salvifolius*) (n° 53/8) × C. (*populifolio-cupanianus*) (n° 40).
1866. 3 fleurs. 1 fruit bien développé. 14 graines. 1 hybride.
133 C. (*salvifolio-cupanianus*) (n° 41/1) × C. (*populifolio-cupanianus*) (n° 40).
1866. 3 fleurs. 3 fruits bien développés. 34 graines. 16 hybrides.

HYBRIDES TERNAIRES

76 C. *villiferus* (n° 32) × C. *albicans* (n° 2).
1866. 2 fleurs. 2 fruits à demi développés. 73 graines. 7 hybrides.
C. *villiferus* × C. (*crispo-incanus*) (n° 81).
1868. 5 fleurs. 5 fruits.
77 C. *villosus* × C. *albicans* (n° 2).
1866. 4 fleurs. 4 fruits bien développés. 273 graines. 3 hybrides.
102 C. *ladaniferus* × C. *cupanianus*.
1865. 9 fleurs. 6 fruits mal développés. Peu de graines embryonées. 5 hybrides.
103 C. *laurifolius* × C. *cupanianus*.
1866. 5 fleurs. 6 fruits bien développés. Graines nombreuses paraissant inembryonées.
1867. 5 fleurs. 5 fruits.
104 C. *obtusifolius* (n° 10) × C. *cupanianus* (n° 52).
1866. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. 38 graines. 4 hybrides.
140 C. *villiferus* × C. *pulverulentus* (n° 8).
1866. 2 fleurs. 2 fruits à demi développés. 74 graines. 1 hybride.
141 C. *villosus* × C. *pulverulentus* (n° 8).
1866. 4 fleurs. 4 fruits assez bien développés. 206 graines. 1 hybride.
153 C. *albicans* (n° 2) × C. *villosus*.
1866. 5 fleurs. 3 fruits. 2 bien développés, 1 mangé. 26 graines.
174 C. (*albido-creticus*) × C. (*crispo-villosus*).
1868. 5 fleurs. 4 fruits bien développés. 212 graines.
175 C. (*albido-creticus*) × C. (*villoso-crispus*).
1868. 3 fleurs. 3 fruits. 107 graines.
C. (*albido-creticus*) × (C. *crispo-creticus*) (n° 24).
1868. 5 fleurs. 5 fruits.
177 C. (*albido-villosus*) × C. (*crispo-incanus*) (n° 81).
1868. 5 fleurs. 5 fruits mal développés. 22 graines.
182 C. (*cretico-albidus*) × C. (*crispo-creticus*) (1 × 24).
1868. 1 fleur. 1 fruit. 56 graines.

183 *C.* (*cretico-albidus*) × *C. crispo-villosus*) (1 × 28).
1868. 3 fleurs. 2 fruits incomplètement développés. 101 graines.
184 *C.* (*cretico-albidus*) × *C.* (*villoso-crispus*) (1 × 34).
1868. 2 fleurs. 2 fruits bien développés. 69 graines.
186 *C.* (*crispo-villosus*) × *C.* (*albido-creticus*) (28 × 9).
188 *C.* (*crispo-villosus*) × *C.* (*cretico-albidus*) (28 × 1).
1868. 3 fleurs. 1 fruit mal développé. 7 graines.
191 *C.* (*villoso-albidus*) × *C.* (*crispo-creticus*) (5 × 24).
1868. 5 fleurs. 4 fruits incomplètement développés. 221 graines.
192 *C.* (*villoso-albidus*) × *C.* (*crispo-incanus*) (5 × 81).
1868. 5 fleurs. 4 fruits peu développés. 176 graines.
195 *C.* (*villoso-crispus*) × *C.* (*cretico-albidus*) (34 × 1).
1868. 2 fleurs. 2 fruits. 29 graines.
225 *C.* (*albido-villosus*) × *C.* (*crispo-incanus*) (32 × 81).
1869.
231 *C.* (*salvifolio-hirsutus*) × *C.* (*salvifolio-populifolius*).
1869.
203 *C. laurifolius* fécondé par lui-même avec addition de *C. hirsuto-populifolius* (29).
1868. 3 fleurs. 1 fruit. 45 graines.

Hybride ternaire obtenu avec un hybride naturel.

115 *C. elegans* (*incanus-crispus*) × *C. albidus*.
1865. 6 fleurs. 3 fruits mal développés. Peu de bonnes graines.

Hybride quaternaire.

205 *C. ladaniferus var. ololeucos* fécondé par [*C. monspeliensis* × (*C. salvifolio-populifolius*) × (*C. populifolio-salvifolius*)].
1868. 1 fleur. 1 fruit mal développé. Quelques bonnes graines.

Hybride quinaire.

206 *C. ladaniferus var. ololeucos* féc. par [*C.* (*hirsutus-laurifolius*) × *C.* (*monspeliensis-salvifolius*)].
1868. 2 fleurs. 1 fruit bien développé. 356 graines embryonées.

Hybride senaire.

207 *C. ladaniferus* var. *ololeucos* féc. par *C.* (*corsicus-monspeliensis-populifolius-salvifolius-vaginatus*).
1868. 2 fleurs. 2 fruits bien développés. Graines inembryonées.

REMARQUES SUR LES EXPÉRIENCES DE M. ED. BORNET

A. — M. Ed. Bornet a effectué 162 croisements binaires de première génération, dont 96 ont réussi ; 59 de deuxième génération, dont 43 ont réussi, 3 de troisième génération. Il a croisé, en outre, 75 hybrides binaires avec un de leurs parents et obtenu 58 hybrides dits à trois quarts de sang, dont 53 de

première génération et 5 de deuxième. Sur 25 croisements ternaires tentés, 23 ont réussi. Enfin 1 hybride quaternaire, 1 quinaire et 1 senaire s'ajoutent aux précédents. Soit, en tout, 347 hybridations, dont 234 ont donné des graines.

On a vu, d'après le détail des expériences, qu'une certaine proportion de celles-ci était inembryonée. Pour les graines embryonées, 3 cas se sont présentés : 1° les graines obtenues, peu nombreuses, n'ont pas levé ; 2° il en est sorti quelques hybrides, mais souffreteux, morts prématurément, ou n'ayant pu parvenir à l'état adulte ; 26 combinaisons sont dans ce cas ; ce sont celles qui portent les numéros 14, 36, 37, 43, 44, 48, 49, 50, 54, 61, 63, 65, 79, 86, 119, 122, 129, 135, 136, 142, 143, 145, 148, 149, 198, 200 ; 3° enfin ces graines ont donné un nombre plus ou moins grand d'hybrides dont l'évolution a été normale.

B. — Le croisement des Cistes à fleurs blanches par les Cistes à fleurs rouges, essayé 15 fois, a toujours produit des graines, mais la plupart étaient inembryonées ; les rares plantes qui en sont nées sont presque toutes mortes, de sorte que 4 numéros seulement sont représentés dans l'herbier (46, 22, 13, 15).

L'opération inverse (Cistes à fleurs rouges fécondés par Cistes à fleurs blanches) a été tentée dans 16 croisements, quelques-uns à plusieurs reprises; 3 seulement (36, 37, 200) ont donné des graines peu nombreuses ou inembryonées. Les rares hybrides issus d'elles sont morts, si bien qu'aucun n'a de représentant dans l'herbier.

On peut donc conclure que le croisement des Cistes à fleurs rouges et des Cistes à fleurs blanches est difficile à obtenir. Toutefois, la fécondation des seconds par les premiers réussit mieux que la fécondation inverse.

C. — Dans certains cas, M. Ed. Bornet a obtenu des plantes identiques ou très voisines de l'espèce maternelle. En voici l'énumération :

1 *C. albidus* × *C. creticus*. 110 hybrides. Plusieurs *C. albidus*.
15 *C. ladaniferus* × *C. creticus*. 1 hybride. 4 *C. ladaniferus*.
19 — × *C. monspeliensis*. 12 hybrides. 1 *C. ladaniferus*.
20 — × *C. populifolius* { 1862. *C. ladaniferus*. 1865. 1 hybride.
22 — × *C. villosus*. 1 hybride. 7 *C. ladadiferus*.
43 *C. ladaniferus* × *C. crispus*. 5 *C. ladaniferus*. Pas d'hybride.

A l'époque où M. Ed. Bornet effectuait ses recherches, l'apparition de semblables plantes, dans une hybridation, était attribuée à une cause d'erreur ; aussi, il ne porta pas spécialement son attention sur ces Cistes et n'étudia pas leur descendance. Ils n'ont pas été conservés en herbier. Il est vraisemblable qu'il s'agit de faux hybrides au sens défini par Millardet. Le lecteur a pu se convaincre, en effet, que la technique utilisée par M. Bornet était des plus rigoureuses.

Le fait d'obtenir à la fois des hybrides et des plantes de l'espèce maternelle est nouveau. Dans deux cas seulement, il y a eu production uniquement de faux hybrides. Ces derniers appartiennent toujours à la mère et, parmi les 6 combinaisons, 5 renferment *C. ladaniferus* comme porte-ovule.

Dans le genre *Fragaria*, où Millardet (1) en a obtenu un grand nombre, ils reproduisent 9 fois sur 10 le type maternel. Certains naturalistes ont vu là simplement des cas de parthénogenèse. L'élément mâle aurait pour effet, parfois, sans pouvoir assurer la fécondation, de provoquer le développement de l'oosphère. Ce serait quelque chose de comparable à l'action catalytique de certains corps, dont la présence est nécessaire dans certaines réactions chimiques, auxquelles ils ne prennent cependant aucune part. Mais dans la production du type paternel, il y a réellement fécondation, bien que l'absorption des caractères maternels par ceux du père soit complète.

Quoi qu'il en soit, si les faux hybrides paraissent être rares dans le genre *Cistus*, leur existence semble ressortir nettement des expériences de M. Bornet. C'est une raison de plus pour regretter que ses travaux algologiques, en collaboration avec Thuret, ne lui aient pas permis de publier ses observations.

D. — Certaines hybridations réussissent difficilement. C'est ainsi que *C. hirsutus* n'a pu être fécondé par *C. ladaniferus* qu'en 1868, les essais des années précédentes (1862, 1863, 1865 et 1866) ayant échoué. De même, pour le croisement 127 (*C. hirsutus* × *C. laurifolius*) qui, tenté en 1863 et en 1865, n'a

(1) A. Millardet. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation (extrait des *Mémoires de la Société des Sciences physiques et naturelles* de Bordeaux, t. IV, 4e série, 1894).

réussi qu'en 1866. Il est parfois des faits singuliers, tels que l'hybridation du *C. salvifolius* × *C. ladaniferus* qui, n'ayant rien donné, ni en 1862, ni en 1865, a produit de bonnes graines en 1866 et en 1867.

E. — 34 combinaisons représentent des croisement binaires réciproques.

L'hybride *C. populifolius* × *C. salvifolius* s'obtient bien moins facilement que son inverse. Ce dernier est donc certainement beaucoup plus fréquent dans la nature. Tandis que *C. laurifolius* est facilement fécondé par *C. hirsutus*, le croisement réciproque n'a pu être obtenu, ni en 1863, ni en 1865; en 1866, 4 fleurs ont noué sur 6. L'hybride *C. laurifolius* × *C. ladaniferus* réussit mieux que son inverse. Les autres combinaisons inverses ont des réussites égales ou à peu près égales. Il est des cas où l'hybride binaire réciproque n'a pu être obtenu. Pour être renseigné à ce sujet, le lecteur n'a qu'à se reporter aux tableaux des expériences.

F. — *C. crispus* n'est jamais fécondé par *C. monspeliensis*, bien que, pendant 3 années consécutives, la pollinisation ait été effectuée. C'est la preuve, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, qu'on ne peut considérer *C. Pouzolzii* comme un hybride de ces 2 espèces (1).

G. — Les expériences de M. Bornet apportent, dans l'étude des hybrides naturels décrits par les auteurs, beaucoup de précision, et font disparaître l'incertitude qui pèse sur quelques-uns d'entre eux.

Timbal-Lagrave (2) en a décrit un certain nombre. Les *albido-crispus*, *salvifolio-populifolius* et *salvifolio-monspeliensis* de cet auteur et leurs inverses sont parfaitement légitimes.

L'hybride de *C. laurifolius* et de *C. monspeliensis* est le produit du premier par le second. La fécondation inverse n'a, en effet, donné que quelques graines qui n'ont pas germé. L'hybride réciproque est donc problématique ou très rare.

Les *albido-monspeliensis* de Timbal ne doivent pas être

(1) M. Gard. Rôle de l'anatomie comparée dans la distinction des espèces de Cistes. *Comptes Rendus Ac. Sc.* Paris, 3 juin 1907.

(2) Timbal-Lagrave. Étude sur quelques Cistes de Narbonne *Mém. Ac.* Toulouse. 5e série, t. V. 1861) et *Reliquiae pourretianae*, Toulouse, 1875.

admis, ce croisement n'ayant pas réussi, quel que soit le sens adopté. L'un d'eux n'a été tenté, il est vrai, qu'une fois.

L'hybride *monspeliensi-ladaniferus* décrit par Loret (1) et que j'ai observé à Saint-Chinian (Hérault) est un *C. ladaniferus* × *C. monspeliensis*, l'inverse n'ayant pu être obtenu.

Le doute émis par M. Daveau (2) sur l'existence de ses *albido-salvifolius* et *salvifolio-albidus*, indiqués en Portugal, et que Timbal a signalés en France, est des plus légitimes. Ces croisements sont, en effet, stériles.

L'*hirsuto-monspeliensis* de M. Daveau est un *C. hirsutus* × *C. monspeliensis*.

Les *hirsuto-salvifolius* et *salvifolio-hirsutus* du même auteur doivent parfaitement exister dans la nature. L'inverse du *ladanifero-hirsutus* doit aussi être recherché en Portugal.

Dans le *ladanifero-salvifolius*, le premier joue le rôle de mère. Si la fécondation inverse a fourni quelques graines, il n'en est rien sorti.

L'abbé Coste (3) a décrit un *laurifolio-salvifolius*, dans lequel, on peut l'affirmer maintenant, *C. laurifolius* a joué le rôle de père. La combinaison inverse paraît devoir être très rare ou inexistante car les graines obtenues étaient sans embryon. Enfin le *C. laxus* de de Candolle doit être identifié au *C. populifolius* × *C. hirsutus*.

Par contre, sont à rechercher dans la nature un certain nombre d'hybrides binaires obtenus par M. Ed. Bornet. Je n'indique ici que les hybrides réellement élevés. Les croisements ayant fourni des graines inembryonées ou qui n'ont pas germé n'y figurent pas.

C'est donc un minimum.

C. albidus × *C. corcicus* et l'inverse.
— × *C. creticus* —

(1) H. Loret. Promenades botaniques dans l'arrondissement de Saint-Pons-de-Thomières, en 1866. *Bull. Soc. Bot.* Fr. XIII. p. 453. Voir aussi H. Loret et A. Barrandon. Flore de Montpellier, 2e édition, 1886.

(2) Daveau. Cistinées du Portugal. Coïmbra, 1866.

Pour les hybrides naturels, voir encore : Grenier et Godron, Flore de France. W. Grosser. *Cistaceae, das Pfanzenreich* d'Engler. Leipzig. 1903.

(3) Abbé H. Coste. Un Ciste hybride nouveau pour la science. *Bulletin Soc. bot.* France, T. 33, p. 20, 1886, et Note sur 150 plantes nouvelles pour l'Aveyron. *Ibid.*, t. 38, p. LVII., 1891.

C. albidus × *C. incanus* et l'inverse.
— × *C. villosus* —
C. crispus × *C. corsicus* —
— × *C. creticus* —
— × *C. villosus* —
C. hirsutus × *C. laurifolius* —
— × *C. populifolius*
— × *C. sericeus*
C. ladaniferus × *C. albidus*
— × *C. laurifolius* et l'inverse.
— × *C. populifolius.*
— × *C. hirsutus.*
C. incanus × *C. crispus.*

Les hybrides binaires peuvent, en général, féconder ou être fécondés par leurs parents pour donner des hybrides trois quarts de sang, en général plus fertiles.

De plus, un certain nombre d'hybrides ternaires sont à rechercher là où plusieurs espèces croissent ensemble. Ce sont, d'une part, les hybrides de *C. crispus* et de *C. albidus*, qui s'unissent facilement avec les sous-espèces du *C. polymorphus*. Il faut y ajouter, d'autre part, les hybrides de *C. salvifolius* et de *C. populifolius*, qui peuvent se croiser, respectivement, avec les *C. ladaniferus*, *C. laurifolius* et *C. hirsutus*. Enfin d'autres hybrides plus complexes peuvent aussi exister dans la nature.

Il y aurait lieu de faire des remarques sur le degré de fertilité de ces hybrides. J'y reviendrai dans un mémoire ultérieur en étudiant leur pollen.

TABLE DES NUMÉROS DES HYBRIDATIONS

TABLE DES MATIÈRES

RECHERCHES ANATOMIQUES
SUR LES PLANTES LITTORALES

Par H. CHERMEZON

INTRODUCTION

La flore du littoral est depuis longtemps connue comme formée en grande partie d'espèces qui lui sont plus ou moins propres. La grande extension de beaucoup de ces espèces sur les côtes et aussi dans les lieux salés de l'intérieur, ainsi que certains caractères communs à nombre de ces plantes, entre autres la carnosité, avaient déjà frappé les anciens botanistes. Ce n'est cependant qu'assez récemment que des recherches spéciales ont été faites sur le rôle du sel marin comme facteur géographique et sur les rapports entre le sel et la structure des plantes. Il importe en effet de distinguer les deux points de vue, comme il découle des deux faits énoncés plus haut, d'une part l'existence d'une flore halophile, d'autre part les caractères spéciaux des plantes de cette flore.

On sait depuis longtemps que le chlorure de sodium exerce une influence nocive sur les végétaux ; des quantités variant de 1 p. 100 à 2 ou 3 p. 100 de sel dans le sol, suivant les espèces, suffisent à tuer la plupart des plantes (1) ; les halophytes au contraire supportent même une salure un peu plus considérable ; cette immunité à l'égard de l'action toxique du sel et leur localisation souvent étroite aux endroits salés ont amené à penser tout d'abord que le chlorure de sodium leur était nécessaire ; cependant A. P. de Candolle [1832, t. III, p. 1175 et 1252] estimait que si beaucoup de plantes littorales ont besoin

(1) Quelques plantes continentales seulement s'aventurent dans les terrains fortement salés.

de soude, beaucoup aussi ne vivent dans les lieux salés que parce que leur « constitution robuste » leur permet de résister; il croyait néanmoins à la nécessité du sel, au moins dans certains cas, puisqu'il expliquait la présence de certaines plantes telles que *Crithmum maritimum*, *Inula crithmoides*, etc., à une certaine distance de la mer par l'influence des vents salés. On admet généralement actuellement que le sel marin n'est nullement indispensable aux halophytes; de nombreux botanistes ont pu cultiver un grand nombre d'halophytes en l'absence de sel, en particulier Hoffmann [1877, 1881], Batalin [1884], Battandier [1887], Pons [1902]; cependant Focke [1875] n'a pu cultiver ainsi que certaines espèces seulement; Contejean [1874-1875, 1879, 1881] par ses observations personnelles et après une enquête sur les plantes littorales cultivées dans les jardins botaniques, cite un grand nombre d'halophiles qui réussissent bien sans sel, alors que d'autres poussent mal ou pas du tout; il pense que les halophiles sont en général préférentes plutôt qu'exclusives. On verra plus loin comment on explique alors l'existence d'une flore halophile spéciale. En réalité il ne faut pas attribuer une valeur trop absolue aux expériences ci-dessus; elles sont en effet souvent contradictoires; une espèce donnée réussit bien sans sel d'après un auteur, mal ou pas du tout d'après un autre; cela peut d'ailleurs tenir à diverses raisons, néanmoins on peut admettre que le chlorure de sodium n'est pas toujours nécessaire et que certaines espèces, sans qu'il soit possible de préciser toujours lesquelles, peuvent aisément s'en passer.

Il faut d'ailleurs remarquer que la teneur en sel des terrains occupés par la flore littorale est très variable et souvent plus faible qu'on ne pourrait penser; il y a à faire une distinction entre les sables maritimes et les marais salés, distinction qui a été trop méconnue dans les travaux sur les rapports entre la salure et la structure des plantes. Contejean avait cependant signalé que le sel se trouve en très petites quantités dans les sables maritimes à *Mathiola sinuata*, *Cakile maritima*, *Eryngium maritimum*, *Atriplex crassifolia*, etc. Plus récemment Kearney [1904] a montré que les plantes typiques des sables maritimes se rencontrent sur des sols contenant 0,003-

0,15 p. 100 de sel, alors que les marais salés en contiennent 0,29-2,6 p. 100, et les déserts salés de l'intérieur de l'Amérique 3-3,5 p. 100 ; il rappelle également que plusieurs espèces caractéristiques des sables maritimes se retrouvent sur les sables du lac Michigan (1).

Il est évident cependant que l'action du sel marin se fait sentir dans les sables maritimes, ne serait-ce que par l'intermédiaire de l'atmosphère, mais il faut bien se rappeler que les plantes de ces stations ne sont nullement dans les mêmes conditions au point de vue de la salure que celle des marais salés par exemple.

J'arrive maintenant aux caractères morphologiques et anatomiques des halophytes. Giltay [1886] a étudié un assez grand nombre d'espèces, surtout des sables et des dunes, aussi bien les halophytes que les plantes continentales qui les accompagnent ; il indique un certain nombre de dispositions ayant pour but de diminuer la transpiration : réduction de la surface des feuilles, position et enfoncement des stomates, faible diamètre des espaces intercellulaires, épaisseur de la cuticule, etc... ; il signale également la fréquence de la structure isolatérale, ainsi que la succulence de certaines espèces.

Brick [1888] étudie avec beaucoup d'exactitude six espèces d'halophytes; il distingue dans la tige trois types d'écorce :

1° Cellules rondes à petits méats : *Honckenya peploides*, *Cakile maritima*.

2° Cellules rondes et vastes canaux aérifères : *Glaux maritima*, *Aster Tripolium* (on verra plus tard que c'est un cas rarement réalisé).

3° Cellules palissadiques dans la zone externe : *Salsola Kali*, *Salicornia herbacea*.

D'après cet auteur, toutes les plantes ont une cuticule épaisse, sauf *Aster Tripolium*, qui est plus ou moins aquatique : la carnosité serait due à la turgescence des cellules chargées de sel (2).

(1) Voir aussi les chiffres donnés par Massart [1908].

(2) On trouvera dans le travail de Brick l'indication des recherches antérieures sur l'absorption du sel par les plantes et sur son importance au point de vue de la distribution géographique.

Schimper [1890, 1891] a étudié les halophytes des régions tropicales, en particulier de la mangrove ; il donne néanmoins une théorie générale basée sur diverses expériences ainsi que sur certains travaux d'autres auteurs; l'ensemble de ses idées se trouve résumé dans son ouvrage général [1903]. Il admet que le sel n'est pas nécessaire, au moins le plus souvent; toutes les plantes l'absorbent, sans l'assimiler; elles se bornent à l'accumuler ; la plupart n'en supportent que des quantités minimes au delà desquelles elles meurent ; les halophytes, au contraire, peuvent vivre en sol relativement très salé (3 p. 100 et plus) et accumulent alors le sel en grande quantité dans leurs tissus. Le sel agit physiquement en diminuant l'absorption de l'eau par les racines et chimiquement en entravant la formation des hydrates de carbone; les plantes qui peuvent le supporter ont donc à lutter contre la sécheresse et à éviter une concentration trop forte dans leurs cellules ; elles y arrivent principalement en diminuant la transpiration et ont par conséquent des caractères xérophiles d'autant plus nets que le sol est plus salé. Pour Schimper, les halophytes ont exactement les mêmes caractères que les xérophytes les plus typiques, et cela même pour des plantes qui, comme celles de la mangrove, ont un genre de vie passablement aquatique; il indique en particulier comme caractères xérophiles des halophytes :

1° Réduction de la surface et des espaces intercellulaires.

2° Position de profil des feuilles.

3° Abondance des poils.

4° Épaississement de la paroi externe des cellules épidermiques.

5° Trachéides aquifères dans les feuilles.

6° Stomates enfoncés, plus ou moins protégés.

7° Mucilages.

8° Tissus aquifères ayant pour but d'empêcher la concentration du sel et par conséquent augmentant avec l'âge.

Ces caractères seraient atténués par la culture en sol ordinaire et se retrouveraient plus ou moins dans les plantes qui vivent à la fois sur le littoral et dans l'intérieur ; le sel, pour Schimper, n'est pas la cause directe de ces particularités, puisqu'elles se retrouvent dans d'autres stations, en particulier les

montagnes; celles-ci ont de plus à Java plusieurs espèces communes avec le littoral; Schimper s'appuie à ce sujet sur les observations de Battandier [1887]. J'aurai l'occasion de revenir sur ces divers points, mais il importe de signaler tout de suite que les observations de Schimper, faites sur les plantes tropicales, ne concordent pas toujours avec ce qui se passe dans les halophytes de nos climats.

Pour Battandier [1887], la carnosité et la pilosité des plantes halophiles auraient pour but de leur permettre de résister à l'action délétère de l'eau salée; il a en effet remarqué que les plantes continentales grasses ou velues, telles que *Cotyledon Umbilicus*, *Artemisia arborescens*, la supportent assez bien, alors que les *Urtica* et *Parietaria* ne peuvent y résister. Je reviendrai ultérieurement sur divers autres faits intéressants signalés par cet auteur, qui, tout en étant d'accord avec Schimper sur certains points, n'envisage pas les choses d'une façon aussi absolue.

Les travaux les plus importants sur les halophytes, tant par le nombre d'espèces étudiées que par l'exactitude des descriptions, sont ceux de Warming [1890, 1891, 1897]. Dans le premier travail, l'auteur indique les principaux caractères des plantes des marais salés : carnosité, développement du tissu palissadique, feuilles dressées et isolatérales, tissus aquifères, réduction des espaces intercellulaires, etc...; dans le second, il distingue plusieurs zones dans la flore des sables maritimes et indique également quelques particularités : réduction de la surface, feuilles enroulées des Graminées, stomates enfoncés, pilosité (surtout dans les variétés des plantes continentales), cire, succulence (plus rare). On voit que l'auteur signale quelques différences entre les deux stations. Le travail principal [1897] porte sur un grand nombre d'espèces des régions tempérées et tropicales (ces dernières surtout des sables maritimes); suivant la structure générale de la feuille, qui est seule étudiée, les espèces sont réparties en seize groupes, quelquefois, du reste, d'une façon un peu artificielle.

Warming ne croit pas à l'analogie complète entre les xérophytes et les halophytes, mais les deux catégories se mêlent souvent et les caractères sont parfois difficiles à distinguer; il

remarque que, dans les régions tempérées, le type général de structure des halophytes diffère assez peu de celui des plantes continentales, alors qu'il n'en est pas de même dans les pays tropicaux. L'épaississement de la membrane externe de l'épiderme et de la cuticule, la pilosité, l'enfoncement des stomates, les mucilages se rencontrent assez rarement, sauf dans les espèces plutôt xérophiles ; ceci est en opposition très nette avec les idées de Schimper (1). La carnosité, au contraire, est fréquemment réalisée, ainsi que la structure serrée du mésophylle (rareté du tissu lacuneux typique). L'isolatéralité est très fréquente (les 3/4 des espèces étudiées) dans les feuilles cylindriques ou plus ou moins dressées ; pour les plantes des sables, elle tiendrait à ce que la lumière est réfléchie fortement par le sol (2) ; les cellules palissadiques sont souvent disposées obliquement, la partie externe étant plus rapprochée de l'extrémité de la feuille ; les gaines amylifères et les cellules palissadiques rayonnantes ne seraient pas en rapport avec le genre de vie. L'auteur signale enfin le grand développement des tissus aquifères, épiderme et ses annexes (*cf.* Heinricher [1887]), hypoderme, parenchyme central et trachéides aquifères (*cf.* Heinricher [1885]), caractères communs avec les xérophytes, et le peu d'abondance du tissu de soutien.

Dans son ouvrage général [1902], Warming a résumé ses travaux antérieurs et ceux de ses devanciers ; il remarque que les halophytes comme les xérophytes se dessèchent lentement si l'eau vient à manquer, mais que, outre leurs autres modes de protection, les halophytes sont défendues contre l'excès de transpiration justement par leur contenu cellulaire riche en sel. Il pense que, malgré la structure xérophile invoquée par Schimper, le sel doit s'accumuler à la longue en grandes masses; il est plus probable, d'après lui, que les halophiles résistent parce qu'elles sont capables de supporter une forte salure ; leur structure tiendrait à l'action directe du sel sur la

(1) Masclef [1888-1889] avait déjà remarqué l'opposition entre les plantes charnues des endroits nettement salés et les plantes velues des dunes.

(2) Voir également, au sujet de l'isolatéralité et de la lumière, les travaux de Stahl [1880], Pick [1882], Vesque [1882, *a*], Heinricher [1884]. Arcangeli [1890] attribue à la lumière la structure particulière de certains *Atriplex*. D'après J. Schmidt [1898], la salure provoque aussi l'isolatéralité.

croissance des cellules (succulence) et aussi, comme Schimper l'avait déjà supposé, à ce que l'absorption de l'eau par les racines est ralentie par la salure (1). Plus récemment [1906] Warming, dans un travail sur la végétation du littoral danois, a consacré un chapitre aux caractères anatomiques des halophytes et complété divers points de détail.

Boergesen et Paulsen [1898] ont étudié la structure de quelques plantes littorales des Antilles qui avaient été laissées de côté par Warming. Areschoug [1902] a indiqué divers types de structure de feuille dans les plantes de la mangrove (2) ; il pense que l'eau salée doit être expulsée au dehors. Massart [1908] a donné quelques schémas de structure de la feuille des halophytes; les moindres particularités sont pour lui des adaptations contre la sécheresse, le vent, le sable, etc.

Holtermann [1907] a étudié la structure de plusieurs espèces de différentes stations littorales de Ceylan ; la carnosité se rencontre assez fréquemment, ainsi que quelques autres caractères ; les dispositions xérophiles existent également, mais seulement dans des cas déterminés.

Kearney [1900 *a*, *b*] a signalé diverses particularités de la structure de certaines plantes des régions littorales. Harshberger [1908, 1909] a donné la description anatomique, accompagnée de quelques figures, de la feuille de plusieurs plantes des sables et des marais salés; quelques-unes de ces espèces se retrouvent dans nos régions. Dans les sables, on rencontre diverses dispositions assurant la régularisation de la transpiration, parfois aussi une certaine carnosité et un grand développement du tissu palissadique; les mêmes caractères se rencontrent dans les marais salés, mais la carnosité est plus fréquente; c'est le contraire pour la villosité.

Harshberger et Warming sont les seuls auteurs qui jusqu'ici aient fait quelque distinction au point de vue anatomique entre diverses catégories de plantes littorales; on verra par la suite

(1) Pour Vesque [1880], la carnosité tiendrait à « l'alternance des arrosages salés par la brume de la mer et des arrosages d'eau pure du ciel ». Les plantes maritimes se trouvant dans une solution trop concentrée pour l'absorption prendraient avec avidité l'eau pure lors des pluies.

(2) Je ne mentionne pas ici les autres recherches sur la mangrove, qui s'écartent trop du sujet de ce travail.

que cette distinction est encore plus nette qu'ils ne semblent le dire.

Enfin un grand nombre d'auteurs ont étudié les caractères des plantes xérophiles de nos climats; je citerai simplement Altenkirch [1894], Erikson [1896] qui, dans un travail sur la flore des sables, indique quelques caractères des espèces des sables maritimes (cuticule, cire, poils, stomates enfoncés, hypoderme aquifère, mésophylle d'ordinaire isolatéral, etc.), et Grevillius [1897] qui étudie diverses plantes xérophiles continentales souvent représentées sur le littoral (1).

Les modifications des halophytes par la culture ont également fait l'objet d'un certain nombre de travaux. D'après Batalin [1884], les caractères spéciaux des plantes halophiles disparaissent par la culture; en particulier la carnosité n'existe plus, les cellules des tissus aquifères sont plus petites, etc... (*Spergularia marginata*, *Salsola Soda*, *Salicornia herbacea*); on verra plus loin qu'il y a là pas mal d'exagération. D'après Schimper [1890, 1891], les caractères xérophiles sont plus ou moins atténués par la culture dans l'intérieur en l'absence de sel. Lesage [1890] a comparé un certain nombre de plantes récoltées au bord de la mer et dans l'intérieur, ou tout au moins plus loin du rivage; il a obtenu des résultats assez contradictoires, ce qui est naturel, car il a fait porter ses observations indifféremment sur des plantes continentales et sur des halophytes, sur des plantes des marais salés et sur des plantes des sables peu salés, en un mot sur des plantes présentant des caractères et un genre de vie bien dissemblables; les différences entre les deux séries de stations ne sont d'ailleurs pas indiquées (en particulier la salure) et ne sont évidemment pas les mêmes pour toutes les espèces étudiées; les résultats de Lesage sont donc simplement approximatifs; il admet, en somme, que sur le littoral les feuilles sont généralement plus épaisses, à structure plus serrée et souvent plus isolatérale, que les nervures sont un peu plus grosses, que le tissu palissadique est plus développé, mais que la chlorophylle est moins abondante; il attribue le rôle principal au sel marin, des cultures (sur trois espèces non halophiles seule-

(1) On trouvera un résumé des caractères des plantes des dunes dans Abromeit [1900].

ment) avec des salures variables lui ayant donné à peu près les mêmes résultats ; l'épiderme, la cuticule, les stomates, les poils ne lui ont permis aucune conclusion positive. Chrysler [1904] par des procédés analogues arrive aux mêmes résultats ; d'après lui, les plantes sur le littoral augmentent leur cuticule et prennent une structure isolatérale.

La portée de ces observations a été fréquemment exagérée ; c'est une idée très répandue que les halophytes perdent ou atténuent considérablement par la culture leurs caractères ; j'aurai l'occasion de revenir là-dessus plus tard ; je ferai remarquer que, si Battandier [1887] a signalé aussi quelques différences dans certaines espèces, dans d'autres au contraire il n'en a trouvé aucune ; de même Hoffmann [1870] a observé assez peu de modifications pour *Salicornia* ; Brick [1888] dit avoir obtenu une disparition des canaux aérifères dans les tiges de *Glaux* cultivé sans sel, ce qui s'oppose aux observations de Lesage et de Chrysler.

Les contradictions entre les auteurs sont encore plus grandes au point de vue du rôle physiologique du sel ; on admet généralement qu'il diminue l'absorption de l'eau par les racines (voir à ce sujet Vesque [1880], Ricôme [1903]), mais non la transpiration. Stahl [1894] pense qu'il empêche les halophytes (par opposition aux autres plantes) de fermer leurs stomates et les oblige ainsi à régulariser leur transpiration autrement ; ce fait est nié par Rosenberg [1897] et Diels [1898] qui croit à une continuelle destruction du sel ; ceci est du reste contesté par Benecke [1901]. Schimper [1891] pense que le sel empêche la formation des hydrates de carbone, mais Hansteen [1896] croit qu'il dérange la production des matières albuminoïdes. Areschoug [1902] suppose qu'il est expulsé par les glandes, les lenticelles, etc. ; Andrée [1885] ne sait pas trop comment les halophytes arrivent à s'en débarrasser. Comme on le voit, il est à peu près impossible de se faire une idée sur ces questions.

Les plantes qui présentent le plus d'analogies avec les halophytes, à différents points de vue, sont les plantes désertiques, qui habitent des régions sèches, parfois salées. Elles ont été bien étudiées par Volkens [1884 *b*, 1887] qui signale comme principales particularités :

1° Dispositions permettant l'approvisionnement en eau : développement des racines, sécrétion de sels hygroscopiques (1) et abondance de poils (Filzhaare) (2) qui condensent l'eau de l'atmosphère.

2° Emmagasinement de l'eau par les divers tissus aquifères : épiderme, poils, parenchymes, trachéides aquifères.

3° Protections contre la transpiration : réduction du feuillage et des espaces intercellulaires, épaississement de la cuticule, enfoncement des stomates (sauf dans les plantes velues).

Maury [1887] est arrivé à des résultats analogues. Jönsson [1902] a insisté sur la formation du liège ainsi que sur les sécrétions (tannins, mucilages) ; pour lui, les caractères des plantes désertiques s'atténuent par la culture. Henslow [1895] considère ces particularités, ainsi que la succulence, le développement du bois et des épines, etc..., comme le résultat de l'action directe de la sécheresse qui provoquerait les modifications favorables pour lui résister. Battandier [1909] ne pense pas que les plantes sahariennes souffrent particulièrement de la sécheresse ; cultivées en dehors du désert, elles ne prospèrent pas ; elles sont d'ailleurs souvent de grande taille et les espèces naines n'ont pas l'aspect rabougri des plantes des lieux arides ; assez peu sont charnues, mais beaucoup sont ligneuses ; elles présentent souvent une suppression presque complète du feuillage ou tout au moins une réduction de la surface foliaire, ainsi que diverses dispositions protectrices (cuticule, cire, sels) ; plusieurs sont identiques dans le désert et en dehors. L'auteur remarque aussi que le sol, riche en sels déliquescents, soutire de l'eau à l'atmosphère ; de plus, la moindre pluie est utilisée et fait aussitôt apparaître une abondante végétation de plantes annuelles à évolution rapide, certaines ne présentant aucune adaptation ; enfin la partie vraiment sèche des dunes, c'est-à-dire le sommet, est toujours dépourvue de végétation. On verra plus tard que, si les halophytes présentent quelques points

(1) Par exemple *Reaumuria, Tamarix, Frankenia, Cressa*; Marloth [1887] considère ces dispositions comme des protections contre la transpiration, analogues à celles réalisées par la cire et les poils, ou comme des moyens d'expulser l'excès de sel, au moins pour les halophiles.

(2) Ceci est en concordance avec les observations de Miss Gregory [1886].

communs avec les plantes désertiques, les différences sont également importantes.

Armari [1903] a signalé quelques particularités des plantes méditerranéennes : réduction des feuilles, enfoncement des stomates, revêtement pileux, réservoirs aquifères, sclérophyllie, etc... ; certaines se retrouvent dans une partie de la flore littorale.

Enfin on a souvent signalé des ressemblances entre les caractères des plantes littorales et ceux des plantes de montagne, en particulier Schimper [1890, 1891] pour les plantes de Java ; Battandier [1887] a indiqué que certaines espèces présentent des variétés analogues dans les deux régions, par exemple, *Plantago Coronopus*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Leucanthemum glabrum* qui a alors des feuilles charnues (de même du reste que quelquefois *Lotus corniculatus*) ; dans d'autres cas on rencontre simplement des formes affines. Ces faits, ainsi que la non-nécessité absolue du sel pour les plantes du littoral, ont amené ces auteurs à penser que les halophytes pourraient être non pas des plantes amies du sel, mais des plantes réfugiées dans ces stations où la majorité des espèces ne peut les suivre ; Contejean avait d'ailleurs déjà émis cette idée, mais Schimper l'a poussée à l'extrême ; pour lui les halophytes n'ont nul besoin de sel ; elles pousseraient fort bien dans l'intérieur si les autres plantes, plus vigoureuses, ne les en empêchaient ; elles ont donc été réduites à coloniser les stations dont la forte teneur en sel tue la plupart des plantes. On voit immédiatement le côté tout théorique de cette explication, qui peut d'ailleurs contenir une part de vérité, si on ne la prend pas sous une forme aussi absolue.

Je me suis proposé dans ce travail de voir, par l'étude d'un certain nombre de plantes du littoral, quels sont exactement les caractères halophiles, jusqu'à quel point ils se trouvent réalisés dans les diverses espèces, et enfin si à une flore halophile correspondent toujours réellement des caractères halophiles. Le meilleur procédé, dans cet ordre de recherches, consisterait en l'examen du plus grand nombre d'espèces possible et la comparaison de chacune avec les autres espèces du genre (1).

(1) Voir sur ce dernier point les considérations développées par Holm [1902].

afin d'éviter d'attribuer aux conditions d'existence ce qui peut être parfois un caractère d'ordre systématique. Malheureusement il est fort difficile de réunir à l'état frais un matériel aussi considérable et les échantillons d'herbier, surtout pour les plantes charnues, sont souvent peu utilisables ; j'ai dû, en particulier, négliger à peu près les Monocotylédones représentées, dans la flore littorale, surtout par un certain nombre de Graminées ; je dois dire d'ailleurs que ces dernières, par suite de leur organisation spéciale, mériteraient d'être traitées à part ; l'interprétation des caractères y est beaucoup plus difficile qu'ailleurs et ne peut guère être faite qu'après une étude d'ensemble.

Dans la première partie, j'ai donc passé en revue un certain nombre de plantes de la région littorale au point de vue de la structure de la feuille et de la tige ; j'ai entièrement laissé de côté les organes souterrains ; par contre, j'ai indiqué, quand cela a été possible, les caractères des cotylédons, surtout dans les espèces les plus typiques, désirant voir jusqu'à quel point ils participent aux particularités des organes adultes. L'ordre suivi a été l'ordre systématique, le plus logique presque toujours et le seul possible ici dans une étude spéciale, le groupement par stations ou par types de structure ne pouvant être établi *a priori* ; j'ai d'ailleurs indiqué pour chaque plante en quelques mots les conditions d'existence. Quoique la plupart des espèces étudiées appartiennent à la flore littorale de la France, on y trouvera aussi quelques plantes des régions désertiques salées de la Tunisie. Devant l'impossibilité qu'il y a à établir une démarcation entre la flore continentale et la flore littorale, et étant donné les stations très diverses (au point de vue de la salure notamment) occupées par cette dernière, j'ai été amené à faire non seulement l'étude des halophytes véritables, mais aussi celle d'un certain nombre de plantes, qui, tout en se trouvant au bord de la mer (1), sont plus ou moins répandues dans l'intérieur, ainsi que celles de quelques variétés littorales de plantes continentales ; je me suis du reste limité à un nombre assez restreint, la liste de ces plantes pouvant être considérablement allongée. Quelquefois enfin j'ai indiqué en un mot les

(1) En pareil cas, les individus étudiés proviennent de stations littorales.

différences ou les ressemblances entre les halophytes et les espèces continentales les plus voisines ; on se reportera pour plus de détails aux travaux déjà existants.

Dans la seconde partie, j'ai résumé les caractères propres aux plantes du littoral en tenant compte principalement des diverses stations.

Dans la troisième partie, j'ai établi la différence entre les deux constituants de la flore littorale et indiqué les particularités anatomiques correspondantes.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE SPÉCIALE DES ESPÈCES

PAPAVÉRACÉES

Glaucium flavum Crantz

Cette plante, souvent répandue dans l'intérieur, n'est pas une véritable halophile, mais est très commune dans les sables maritimes, sur les plages de galets, etc.

Feuille (1). — Les feuilles sont un peu épaisses, poilues, au moins celles de la base, et recouvertes d'un fin revêtement cireux.

Les deux épidermes sont formés de cellules un peu bombées, à membrane externe mince ; les stomates sont enfoncés, les cellules stomatiques se trouvant au niveau de la membrane interne ; les poils sont gros, longs, formés d'une seule file de cellules.

La face supérieure est occupée par 2-3 assises de cellules palissadiques oblongues, celles de la première assise un peu plus larges ; la face inférieure est occupée par des cellules plus lâchement disposées et de forme plus irrégulière ; le centre est formé de cellules plus courtes, plus ou moins arrondies ; la structure est en somme intermédiaire entre une structure isolatérale et une structure bifaciale (2).

Les cotylédons sont épais, glabres, peu différenciés : la partie supérieure est occupée par des cellules palissadiques lâches, la partie inférieure par des cellules arrondies ; les stomates ne sont pas enfoncés.

CRUCIFÈRES

La famille des Crucifères comprend un assez grand nombre

(1) Ici, comme dans les autres feuilles pétiolées, le mot feuille s'applique au limbe.

(2) *Cf.* Heinricher [1884].

d'halophytes ; plusieurs, du reste, appartiennent à des genres riches en espèces désertiques ; il est de plus à remarquer que les Crucifères sont particulièrement bien représentées dans la flore rudérale.

Mathiola sinuata R. Br., **M. tricuspidata** R. Br.

Le genre *Mathiola* est formé de xérophytes, halophiles ou non, et comprend même des formes désertiques ; ce sont, en général, des plantes tomenteuses (aussi bien dans les espèces simplement xérophiles que dans les halophytes), à structure assez uniforme.

Le *M. sinuata* est une plante bisannuelle des sables maritimes (plages et dunes) ne s'éloignant pas de la mer, mais se cultivant facilement dans l'intérieur.

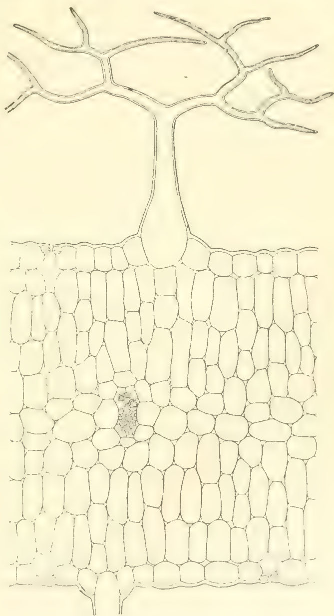


Fig. 1. — *Mathiola sinuata.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

Feuille. — Les feuilles sont grandes, tomenteuses, non charnues, à structure isolatérale (fig. 1).

Les deux épidermes sont semblables : cellules isodiamétriques à membrane externe à peine épaissie, à cuticule extrêmement mince. Les poils sont de deux sortes : d'une part, des poils tecteurs, très nombreux, unicellulaires, formés d'une partie basilaire large et d'une partie abondamment ramifiée à rameaux de plus en plus grêles, étalés, intriqués, constituant une sorte de feutrage situé à une certaine distance de l'épiderme ; d'autre part, des poils glanduleux, bien plus rares, pluricellu-

laires, légèrement renflés en tête (non figurés) ; ces poils massifs, qui existent d'ailleurs dans un certain nombre de Crucifères, sont bien figurés par Volkens [1887] dans *M. livida* DC. Les stomates, non enfoncés, sont également distribués sur les deux faces.

Sous chaque épiderme se trouvent 2 ou 3 assises palissadiques, formées de cellules plus ou moins allongées, à petits méats, très chlorophylliennes, semblables sur les deux faces de la feuille.

La partie centrale est occupée par des cellules arrondies ou même allongées parallèlement à l'épiderme, à méats un peu plus grands que dans les précédentes ; elles contiennent aussi de la chlorophylle, mais moins que les cellules des couches externes.

Les nervures sont petites, entourées de quelques cellules arrondies ne formant pas une véritable gaine et contenant également de la chlorophylle. La nervure principale, beaucoup plus grosse, présente un peu de collenchyme en dessous du liber ; dans cette région, le parenchyme est formé de cellules plus ou moins arrondies jusqu'aux deux épidermes.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ne présentent aucune différence quant à la structure de la feuille (1).

Les cotylédons ont une structure très simple, bifaciale ; ils sont glabres et ne présentent aucun des caractères xérophiles de la feuille.

Pétiole. — La section est hémisphérique ; l'épiderme est identique à celui de la feuille, avec cependant une membrane externe plus épaisse ; tout le parenchyme est formé d'éléments assez grands, arrondis ; les premières assises seules sont chlorophylliennes ; les faisceaux, au moins les principaux, sont accompagnés d'un peu de collenchyme.

Tige. — La tige est assez grosse, couverte de poils comme la feuille.

L'épiderme est identique à celui de la feuille pour les stomates et les poils ; il en diffère seulement par ses cellules rela-

(1) La feuille de *M. livida* DC. figurée par Volkens [1887], a un mésophylle formé uniquement de cellules allongées très chlorophylliennes, sans région centrale plus pauvre en chlorophylle.

tivement petites, à membrane externe assez épaisse et à cuticule plus considérable.

Le parenchyme cortical est formé de cellules arrondies ou ovoïdes, plus petites dans la partie externe (2-4 assises) qui est seule chlorophyllienne. Dans *M. livida*, Volkens (1887) signale des stomates enfoncés et une assise palissadique sous l'épiderme, caractères qui manquent à *M. sinuata*.

A l'intérieur d'un anneau discontinu de sclérenchyme, se trouve l'anneau libéroligneux continu, à bois bien développé, puis une zone de parenchyme à éléments d'abord petits, polygonaux, passant insensiblement vers le centre à de grandes cellules arrondies.

Le *M. tricuspidata*, plante annuelle des sables maritimes, a les mêmes caractères que *M. sinuata*.

Mathiola oyensis Mén. et V.G. Mar.

Plante spéciale à l'île d'Yeu, généralement considérée comme une variété de *M. sinuata*, dont elle diffère par ses fleurs blanches, l'absence de tomentum et l'abondance de poils glanduleux.

La structure de la feuille est la même que celle de *M. sinuata*, sauf en ce qui concerne l'épiderme ; les poils tecteurs font absolument défaut ; les poils glanduleux sont très nombreux, plus longs et plus gros que dans *M. sinuata* ; par une sorte de compensation à l'absence de poils tecteurs, l'épiderme présente une membrane externe plus épaisse, ainsi que la cuticule.

Mathiola incana R. Br.

Plante vivace, beaucoup moins nettement littorale que les précédentes ; elle se trouve surtout dans les endroits rocheux et se cultive aisément dans l'intérieur.

La feuille ne diffère guère de celle de *M. sinuata*, si ce n'est par sa structure moins nettement isolatérale. La tige a un épiderme à membrane externe plus épaisse que dans *M. sinuata* et les stomates sont un peu enfoncés. Les cotylédons sont glabres comme dans les espèces précédentes et leur structure est identique.

Malcolmia littorea R. Br., **M. parviflora** DC., **M. confusa** Boiss.

Ces trois plantes des sables maritimes de la Méditerranée ont le même genre de vie et à peu près la même structure ; la première est vivace, les deux autres annuelles.

La feuille de *M. littorea*, par exemple, est isolatérale et rappelle tout à fait celle de *Mathiola sinuata* ; les poils tecteurs sont cependant plus courts, la partie basilaire étant peu développée ; il n'y a pas de poils glanduleux. Les grandes cellules épidermiques aquifères figurées par Volkens [1887] dans *M. ægyptiaca* Spr. font défaut dans les trois espèces que j'ai étudiées. Warming [1897] signale la structure isolatérale de la feuille de *M. littorea*, moins nette d'après lui dans la variété *Broussonetii* Lge.

Les cotylédons de *M. littorea* sont glabres et à structure bifaciale comme dans *Mathiola sinuata*. La tige présente une structure identique, avec cependant les stomates légèrement enfoncés (1).

Cakile maritima Scop.

Plante annuelle, plus ou moins charnue dans toutes ses parties ; quoique bien localisée aux plages, elle peut se cultiver dans l'intérieur (Contejean [1881]) (2).

Le *C. maritima* a été étudié par Giltay [1886], Brick [1888], Warming [1891, 1897], Erikson [1896], Harshberger [1909], au point de vue anatomique, par Lesage [1890] et Diels [1898], au point de vue physiologique. J'aurai cependant quelques détails à ajouter aux descriptions de ces auteurs.

Feuille (fig. 2). — La carnosité est assez variable sur un même pied ; je décrirai d'abord la structure des feuilles de la base, qui sont très épaisses.

Les deux épidermes sont semblables et constitués par de

(1) Les feuilles de *M. maritima* R.Br., plante non halophile, ont également une structure à peu près isolatérale, avec épiderme à membrane externe mince et stomates non enfoncés ; les poils sont simplement en navette, courts, appliqués, un peu verruqueux.

(2) Kearney [1904] a trouvé *C. americana* Nutt., forme très voisine, dans un sol contenant 0,03 p. 100 de sel ; cette plante se trouve du reste dans les sables du lac Michigan.

grandes cellules, inégales, à membrane externe peu épaissie, à cuticule mince ; les stomates, non enfoncés, se trouvent des deux côtés.

La structure est isolatérale ; sous chaque épiderme, on rencontre 4 ou 5 assises de cellules palissadiques, très grandes, larges, riches en chlorophylle et à petits méats ; leur taille va en grandissant à partir de l'épiderme ; on passe insensiblement au parenchyme central, moins chlorophyllien, formé de cellules très grandes polygonales, à méats également très petits ; les cellules de la région tout à fait centrale, entre les faisceaux, sont plus petites et allongées parallèlement à l'épiderme.

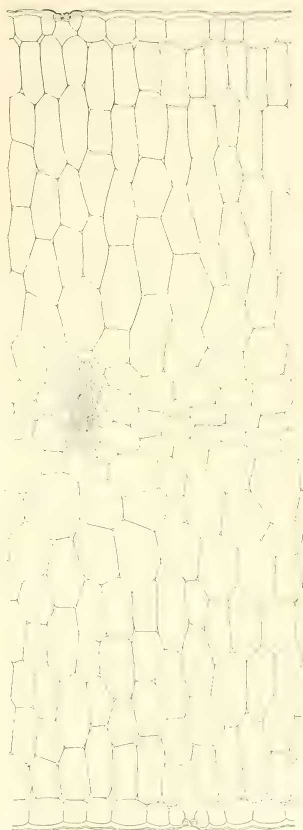


Fig. 2. — *Cakile maritima.* — Coupe transversale d'une feuille de la base, très charnue. — Gr. 110.

Les nervures sont entourées de cellules plus petites et présentent un peu de collenchyme plus ou moins développé en dessus du bois et en dessous du liber ; le bois est formé simplement de quelques files de vaisseaux et, en somme, peu développé.

Les feuilles du milieu des rameaux sont beaucoup moins charnues relativement ; les cellules palissadiques sont plus courtes, les méats plus grands, la partie centrale plus lâche ; elles se rapprochent ainsi de la description de Warming (1897).

La structure de la feuille de *C. littoralis* Jord. se rapproche aussi de celle de ces dernières ; les feuilles sont assez peu

épaisses. Dans *C. ægyptiaca* Gærtn., à feuilles larges, très charnues, on a à peu près la structure de la feuille figurée.

Les feuilles d'exemplaires cultivés dans l'intérieur ont la même structure que les feuilles des rameaux de la plante maritime. Chrysler [1904] a d'ailleurs observé que *C. americana* Nutt. conserve son isolatéralité dans l'intérieur (lac Michigan), avec, il est vrai, un épiderme à membrane externe plus mince (1).

Les cotylédons sont très charnus et ont aussi une structure isolatérale, ce qui n'est pas le cas pour beaucoup d'halophytes. L'épiderme présente une membrane externe peu épaisse, comme dans la feuille ; à l'exception de la couche tout à fait centrale, tout le parenchyme est palissadique, formé de grandes et grosses cellules allongées (un peu plus à la face supérieure), à méats petits.

Pétiole. — Le pétiole est charnu, concave à la face supérieure. L'épiderme est identique à celui de la feuille. Le tissu assimilateur est assez bien délimité ; il manque dans la région médiane supérieure et inférieure et est surtout bien développé vers les bords ; il est formé de plusieurs assises de cellules ovoïdes, petites, bien distinctes des grandes cellules arrondies, claires, qui occupent la plus grande partie de l'organe. Le *C. littoralis* Jord. présente la même structure.

Tige (fig. 3). — La tige est également charnue, parfois très grosse, peu lignifiée ; la carnosité tient principalement au grand développement du parenchyme central.

Les cellules épidermiques sont plus petites que dans la feuille ; les membranes sont un peu épaissies, surtout la membrane externe qui présente une cuticule nette principalement dans les grosses tiges ; les stomates ne sont pas enfoncés. Le tissu chlorophyllien est formé de plusieurs assises de petites cellules arrondies ; les cellules de la première assise sont souvent, dans certaines régions, dépourvues de chlorophylle (hypoderme de Brick). La zone suivante est formée d'une certaine épaisseur de cellules bien plus grandes, polygonales, sans chlorophylle, à

(1) Harshberger considère la carnosité de *Cakile* comme un caractère xérophile.

méats très petits ou nuls ; les assises les plus profondes de l'écorce sont aplaties tangentiellement.

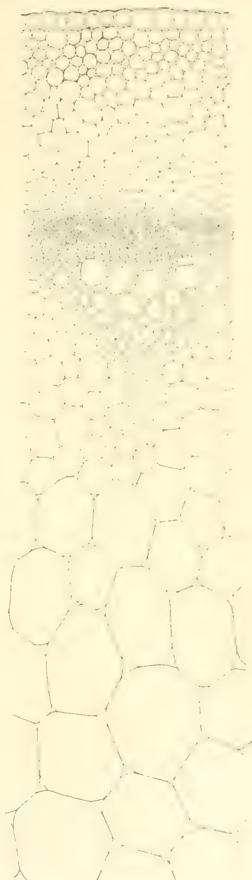


Fig. 3. — *Cakile maritima.* — Coupe transversale de la région moyenne de la tige. — Gr. 110.

L'appareil conducteur est formé primitivement de faisceaux séparés ; le bois est constitué par de gros vaisseaux polygonaux plongés dans du parenchyme cellulosique ; dans les grosses tiges seulement, ce parenchyme se lignifie et forme un anneau ligneux continu ; on remarque alors, en dehors du liber, de petits îlots de sclérenchyme à membranes d'ailleurs peu épaissies, correspondant aux faisceaux primitifs. La moelle est formée de très grandes cellules arrondies ou ovoïdes à petits méats (parfois remplacées au milieu par une lacune axiale) ; ce parenchyme est très développé et occupe à peu près la moitié du diamètre de la tige.

Les exemplaires cultivés ont la même structure, ainsi du reste que *C. littoralis*.

Le *C. maritima* est surtout remarquable par sa faible lignification et la carnosité de ses parties aériennes ; ce caractère se trouve assez rarement réalisé parmi les plantes des sables.

Crambe maritima L.

Le genre *Crambe* présente un certain nombre d'espèces continentales et une espèce halophile *Cr. maritima* L. ; les espèces continentales ont souvent des feuilles molles, velues (*Cr. hispanica* L., *Cr. reniformis* Desf.,

etc.); la structure de la feuille de *Cr. hispanica* est bifaciale.

Le *Cr. maritima* est une plante vivace des sables, galets ou rochers maritimes, à grandes feuilles épaisses, ondulées, glauques.

La feuille a été étudiée par Warming [1891, 1897] et Heinricher [1884] qui en donne une figure; je n'aurai presque rien à y ajouter. L'épiderme est formé de cellules à membrane externe peu épaissie, recouverte d'un enduit cireux (voir à ce sujet Knuth [1889]); les stomates se trouvent sur les deux faces et sont à peine enfoncés. Le mésophylle est isolatéral et entièrement chlorophyllien, à structure serrée, à cellules assez grosses; les couches externes sont palissadiques; la partie centrale, comme le signale Warming [1897], est assez variable, et formée soit de cellules également palissadiques, soit d'éléments courts, isodiamétriques. Les nervures sont entourées de cellules plus petites, plus arrondies, mais ne formant pas une gaîne proprement dite; la nervure principale est très grosse; à son niveau le parenchyme est formé de cellules plus grandes, arrondies, sans chlorophylle; il existe plusieurs faisceaux disposés en arc; le bois est formé de vaisseaux isolés dans du parenchyme cellulosique; chaque faisceau est accompagné d'un peu de collenchyme, ainsi que dans les nervures secondaires importantes.

Le pétiole est gros, charnu et présente la même structure que la nervure principale de la feuille (grosses cellules courtes).

Les cotylédons ont un épiderme à membranes minces, à stomates non enfoncés; ils sont charnus et à structure à peu près isolatérale; les cellules palissadiques sont courtes sur les deux faces de l'organe et sont un peu moins régulièrement disposées à la face inférieure.

La tige est grosse, construite sur le même type que dans *Cakile maritima*; la lignification est cependant plus rapide et plus intense et la carnosité moins développée.

Il est à remarquer, en effet, que le *Crambe* est relativement beaucoup moins charnu que le *Cakile*; ses feuilles sont assez épaisses, mais très larges et présentant par conséquent une surface considérable; les cellules qui les constituent ont une taille moins grande que les grosses cellules du mésophylle de *Cakile*;

il en est de même pour la tige ; du reste, cette plante se cultive fréquemment dans l'intérieur, principalement dans l'Europe du Nord ; c'est, en un mot, une plante beaucoup moins spécialisée dans le sens halophile que le *Cakile*.

Lepidium ruderale L.

Plante annuelle, rudérale, très commune dans certaines régions de l'Ouest de la France où elle habite les digues maritimes et même les marais salants, dont elle occupe le bord en compagnie d'*Atriplex portulacoides* L., *Suæda maritima* Dum., etc... Les exemplaires étudiés proviennent d'une telle station.

Feuille. — La feuille est mince, à structure pas tout à fait isolatérale. Les deux épidermes semblables ont une membrane externe mince et des stomates non enfoncés ; à côté des cellules épidermiques ordinaires petites, se trouvent çà et là des cellules beaucoup plus grosses, analogues à celles décrites par Heinricher (1887) dans diverses Crucifères. Sous chaque épiderme, se trouvent 2-3 assises de cellules palissadiques courtes ; celles de la face inférieure sont un peu moins serrées, plus courtes, à méats plus grands ; la région centrale est occupée par 2-4 assises de cellules arrondies ou oblongues, plus petites autour des nervures ; tout le mésophylle est chlorophyllien.

Tige. — Les cellules épidermiques, petites, ont une membrane externe plus épaisse que dans la feuille, avec une cuticule bien nette ; les stomates ne sont pas enfoncés ; çà et là se trouvent des poils dressés, courts, unicellulaires, cutinisés, renflés au milieu. L'écorce présente quelques assises de petites cellules rondes, chlorophylliennes, puis des cellules plus grandes, polygonales, claires. L'anneau libéroligneux est continu ; l'assise génératrice est un peu sinueuse et forme un légère convexité entre chaque faisceau primitif ; en dehors du liber, se trouvent quelques îlots de sclérenchyme. La partie centrale est occupée par un parenchyme à cellules arrondies.

A part la structure presque isolatérale de la feuille, le *L. ruderale* ne présente donc aucune particularité xérophile ou halophile ; c'est un exemple de ces plantes capables

de supporter une certaine salure du sol, sans que cela se trahisse dans la structure par des dispositions spéciales.

Hutchinsia procumbens Desv.

Plante annuelle des sables humides littoraux, des décombres, chemins, etc... ; ce n'est pas une halophile véritable, mais on la rencontre fréquemment dans des stations plus ou moins fortement salées; les individus étudiés proviennent des bords de ruisseaux salés à Gabès.

Feuille. — La feuille est glabre (dans la plante étudiée), un peu charnue (1), à structure isolatérale.

Les deux épidermes ont une membrane externe mince et des stomates non enfoncés; certaines cellules sont beaucoup plus grosses que les autres, comme dans le *Lepidium ruderale.*

Sur chaque face, se trouvent 2-4 assises de cellules palissadiques, courtes, larges, pas très grosses, à petits méats; les cellules du centre sont plus grosses et plus arrondies; les nervures, même la principale, sont formées d'un petit nombre d'éléments.

Tige. — La tige est mince et construite sur le même type que celle de *Lepidium ruderale*; elle est cependant ici dépourvue de poils; certaines formes voisines sont pubescentes.

Alyssum arenarium Lois.

Plante vivace des sables maritimes et des dunes du S.-O. de la France, très voisine de l'*A. montanum* L., dont elle diffère en particulier par ses tiges couchées, rampantes, et ses feuilles plus larges.

La feuille a une structure à peu près isolatérale; l'épiderme présente des cellules à membrane externe mince, des stomates non enfoncés et de très nombreux poils étoilés, verruqueux; sous chaque épiderme, se trouvent plusieurs assises de cellules palissadiques assez étroites, un peu plus lâches à la face inférieure; au centre les cellules sont plus arrondies.

(1) La plante présente donc un commencement de carnosité; ce caractère est plus accentué dans sa variété *crassifolia* Corb., à feuilles très épaisses, rougeâtres, à lobes presque cylindriques, que je n'ai pu étudier.

La même disposition se trouve réalisée dans A. *montanum*, où cependant les poils sont moins nombreux et la structure un peu plus lâche (1).

Cochlearia danica L., C. anglica L.

Le premier est annuel et, quoique généralement cantonné sur le littoral, constitue une halophile peu marquée ; il croît sur les murs, les pelouses, les talus, les falaises et n'est guère exposé qu'à l'air salin (2). Le second, au contraire, est une plante bisannuelle des vases et des prés salés. Leur structure est, du reste, à peu près semblable ; je décrirai celle du *C. danica*.

Feuille. — La feuille est charnue, à grandes cellules, bifaciale.

L'épiderme présente des cellules assez grandes, isodiamétriques ou allongées tangentiellement, à membrane externe bombée, peu épaissie, à cuticule indistincte ; çà et là se trouvent des cellules beaucoup plus grandes, comme dans *Lepidium* et *Hutchinsia* ; les stomates, plus abondants à la face inférieure, ne sont pas enfoncés.

A la face supérieure, le mésophylle est constitué par 2-3 assises de cellules palissadiques oblongues, disposées assez régulièrement, grosses (comme dans les plantes nettement charnues), à petits méats ; on passe insensiblement au tissu qui occupe toute la face inférieure et qui est un tissu lacuneux à éléments également de grande taille, mais ovoïdes, arrondis, ou même à contour irrégulier et méats relativement grands. Tout ce mésophylle est chlorophyllien, de même que les cellules arrondies qui entourent les nervures, formant une sorte de gaîne.

(1) L'*A. maritimum* Lam. est une plante vivace qui se rencontre souvent dans les dunes ou les sables littoraux, mais aussi sur les coteaux de l'intérieur, très loin de la mer ; c'est simplement une plante xérophile. La structure de la feuille rappelle beaucoup celle du précédent ; elle est à peu près isolatérale ; la membrane externe des cellules épidermiques est un peu épaissie ; les poils sont en navette, appliqués, un peu verruqueux, parallèles à la nervure principale.

(2) Il a été rencontré même à plusieurs kilomètres de la côte dans le Pas-de-Calais et dans les Montagnes Noires du Finistère.

Pétiole. — Le pétiole est particulièrement charnu ; sa section est hémisphérique ; les cellules épidermiques sont plus petites et ont une membrane externe un peu plus épaisse que dans la feuille. Il existe un seul faisceau à bois formé de vaisseaux plongés dans du parenchyme cellulosique ; un arc de collenchyme peu épais se trouve sous le liber. Tout le reste est occupé par un parenchyme à très grandes cellules arrondies qui contiennent de la chlorophylle en petite quantité, sauf celles des bords du pétiole lesquelles sont plus petites et plus chlorophylliennes.

Tige. — La tige est également plus ou moins charnue. Les cellules épidermiques sont allongées radialement, sauf quelques très grosses cellules arrondies ; la membrane externe est un peu épaissie et parfois aussi la membrane interne, au moins aux angles.

L'écorce est formée de quelques assises de petites cellules chlorophylliennes, puis de 5-6 assises de grandes cellules claires, rondes.

Les faisceaux sont isolés, à bois peu développé ; le centre de la tige est occupé par de grandes cellules arrondies.

C'est un exemple de carnosité assez intense dans une plante soumise à l'action du sel marin beaucoup moins fortement que des plantes cependant bien moins charnues.

Le *C. anglica* L. ne présente guère de différences de structure avec le *C. danica* ; il a été étudié rapidement par Warming [1890, 1897].

CISTINÉES

Helianthemum guttatum Mill. var. **maritimum** Lloyd

Plante annuelle des rochers maritimes différant du type par sa taille plus réduite.

La structure de la feuille est identique à celle de l'*H. guttatum* ; les poils étoilés sont un peu plus abondants ; à côté d'eux se trouvent des poils simples présentant la structure particulière indiquée et figurée par Solereder [1899] ; la membrane externe des cellules épidermiques est mince ; les stomates ne sont pas enfoncés. La face supérieure de la feuille présente

2 assises palissadiques, la face inférieure 1-2 assises de cellules plus courtes, plus lâches, de forme moins régulière; la région centrale est formée de cellules arrondies.

POLYGALÉES

Polygala dunensis Dum.

C'est une simple forme xérophile de petite taille de *P. vulgaris* L., se rencontrant dans les sables maritimes, dans les dunes, etc.

La feuille est de même épaisseur que dans le type et conserve la structure bifaciale. Les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie, à cuticule relativement forte; les poils sont très peu nombreux, cutinisés, aigus, unicellulaires; les stomates, plus nombreux à la face inférieure, ne sont pas enfoncés. Le tissu palissadique se compose de 2 assises de cellules, la première assez serrée, la seconde plus lâche; le reste est formé par un tissu lacuneux à cellules assez petites; celles qui se trouvent au contact de l'épiderme inférieur sont légèrement allongées perpendiculairement à cet épiderme. Les nervures sont entourées de petites cellules arrondies formant une sorte de gaîne.

Dans *P. vulgaris*, la structure est identique, mais les cellules épidermiques ont une membrane externe et une cuticule plus minces.

VIOLARIÉES

Viola sabulosa Bor.

C'est une sous-espèce du *V. tricolor* L.; elle habite les dunes du Nord et ne présente pas de caractères anatomiques spéciaux par rapport au type. Les feuilles sont minces et bifaciales; les cellules épidermiques, planes ou un peu bombées, ont une membrane externe mince; les stomates ne sont pas enfoncés; le tissu palissadique se compose d'une assise de cellules assez courtes et peu serrées, le tissu lacuneux de 3-4 assises de cellules arrondies ou irrégulières, avec quelques cellules oxali-

fères. La structure est identique à celle de V. *arvensis* Murr. et ne présente aucun caractère xérophile.

FRANKÉNIACÉES

Frankenia lævis L., F. intermedia DC.

Plantes vivaces des rochers maritimes, bords des marais salés, etc., nettement halophiles. Je prendrai comme type la première, dont la feuille a été rapidement décrite par Vesque [1883] qui en donne une figure et par Warming [1897].

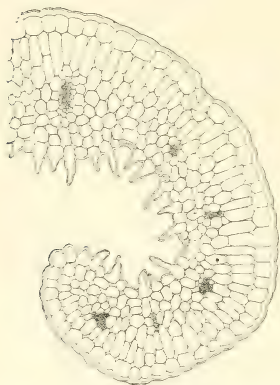


Fig. 4. — *Frankenia lævis.* — Coupe transversale d'une moitié de la feuille. — Gr. 150.

Feuille (fig. 4). — La feuille est étroite, éricoïde, repliée en dessous sur les bords, mince. L'épiderme supérieur présente des cellules assez grandes, isodiamétriques, à membrane externe plane ou légèrement bombée et assez épaissie, à cuticule bien nette ; il est dépourvu de stomates et de poils, mais montre de nombreuses glandes qu'on a souvent rapprochées de celles des Tamariscinées et des Plombaginées ; ces glandes ont été étudiées par Vuillemin [1887] qui les considère comme formées de deux cellules sécrétrices situées au niveau de l'épiderme et de deux cellules annexes plus profondes ; c'est aussi l'opinion de Volkens [1887] ; en réalité, comme l'a montré Solereder [1899], il existe, non pas deux, mais quatre cellules sécrétrices, deux externes recouvertes par la cuticule et deux internes touchant par leur face profonde les deux cellules annexes ; on verra plus loin que dans *F. pulverulenta* ces organes sont recouverts par un dépôt salin ; je n'ai rien vu de tel ici.

L'épiderme inférieur est formé de cellules plus petites et plus plates, à membrane externe mince ; beaucoup se prolongent

en un poil court, à parois minces, cellulosiques; les stomates sont nombreux, situés au niveau de la membrane interne des cellules épidermiques, donc un peu enfoncés; les parois des cellules stomatiques sont assez épaissies; il existe donc ici une série de dispositions de protection des stomates qui se trouvent localisés dans un espace presque clos, les deux bords de la feuille arrivant presque à se toucher.

Le mésophylle est bifacial ; la face supérieure présente 1-2 assises de cellules palissadiques plus ou moins allongées, à méats très petits (la structure est plus serrée que dans la figure de Vesque), très chlorophylliennes ; celles des bords de la feuille sont plus petites. Le reste de la feuille est constitué par 3-4 assises de cellules arrondies ou ovales, un peu moins chlorophylliennes que les précédentes, à méats plus grands, formant un tissu lacuneux ; l'assise en contact avec l'épiderme inférieur présente souvent des cellules plus allongées. La nervure principale, qui forme à la face inférieure de la feuille un très léger renflement, est constituée par quelques vaisseaux de bois et quelques éléments libériens seulement ; les autres nervures sont plus réduites encore ; les extrémités des vaisseaux du bois sont dilatées en trachéides aquifères (réservoirs vasiformes de Vesque [1882 *b*]).

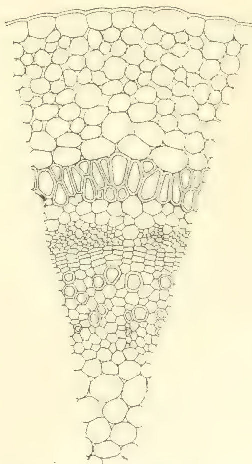


Fig. 5. — *Frankenia lævis*. — Coupe transversale de la tige. — Gr. 220.

Tige (fig. 5). — La structure de la tige rappelle beaucoup celle des Alsinées et des Paronychiées.

L'épiderme est formé de cellules isodiamétriques, légèrement bombées, à membrane externe mince ; les poils sont très peu nombreux.

L'écorce est formée de 7-10 assises de cellules d'abord petites, rondes et chlorophylliennes, puis, dans la profondeur, plus grandes et claires ; l'anneau de sclérenchyme continu, à parois cellulaires peu épaissies, est sé-

paré par 2-3 assises de parenchyme polygonal de l'anneau libéroligneux également continu ; le bois est constitué pendant longtemps par des vaisseaux isolés ou en files, plongés dans du parenchyme cellulosique qui se lignifie à la fin ; la partie centrale est occupée par des cellules arrondies et une lacune axiale. La structure de la tige est donc beaucoup moins spéciale que celle de la feuille.

Le *F. intermedia* ne diffère du *F. lævis* que par l'existence de poils à la face supérieure de la feuille et sur la tige où ils sont très nombreux ; ce sont de simples prolongements des cellules épidermiques ; leur membrane est un peu épaissie.

Frankenia thymifolia Desf.

Plante vivace, particulièrement abondante dans les dépressions salées, sur le bord des chotts d'Algérie et de Tunisie.

La feuille, qui a été figurée par Vesque, est du type de *F. lævis*, mais avec quelques différences. Elle est dressée, plus épaisse, à bords non contigus, surtout à la base, mais laissant à nu la région correspondant à la nervure médiane.

L'épiderme supérieur est identique à celui de *F. lævis* ; l'épiderme inférieur, dans la région correspondant aux deux sillons latéraux protégés par les bords repliés de la feuille, est à peu près semblable à celui de *F. lævis*, avec des stomates et des poils à membrane cependant un peu plus épaisse et légèrement cutinisée ; dans la région non protégée de la nervure médiane, il a les mêmes caractères que l'épiderme supérieur.

Le mésophylle présente la même structure que dans *F. lævis*, mais le tissu palissadique se retrouve à la face inférieure dans la région de la nervure médiane. La nervure médiane présente un gros îlot de fibres de sclérenchyme en dessous du liber ; les trachéides aquifères sont plus nombreuses et plus grosses que dans *F. lævis*.

La tige diffère de celle de *F. lævis* par son épiderme à membrane externe plus épaisse, à cuticule bien nette, à poils courts, à parois épaisses et cutinisées.

Frankenia pulverulenta L.

Plante annuelle des lieux salés du littoral ou de l'intérieur.

Cette espèce diffère notablement des précédentes par ses feuilles ovales, non roulées en dessous, simplement un peu recourbées sur les bords.

La structure de la feuille, étudiée par Volkens [1887], est cependant bifaciale et rappelle assez celle des autres espèces.

L'épiderme supérieur a les mêmes caractères que précédemment ; Volkens a constaté que les glandes sont recouvertes d'efflorescences salines hygroscopiques qui donnent un aspect blanchâtre à la plante. Les cellules de l'épiderme inférieur sont plus petites, plus plates ; leur membrane externe est mince, à peine cutinisée ; les stomates sont nombreux, un peu enfoncés ; les poils sont beaucoup plus longs et plus gros que dans les espèces précédentes et peu nombreux du reste.

A la face supérieure se trouvent 2 assises de cellules palissadiques rectangulaires, allongées, à très petits méats ; les cellules des deux assises sont généralement de même taille et placées régulièrement les unes sous les autres ; çà et là il y a une seule cellule de longueur double. Le reste du mésophylle est formé de cellules (4-5 assises) petites, de formes variées, à méats plus grands, formant un tissu lacuneux un peu moins riche en chlorophylle que les couches palissadiques ; les cellules de l'assise située sous l'épiderme inférieur sont un peu allongées, perpendiculaires à cet épiderme. Les nervures sont identiques à celles de *F. lævis* ; les trachéides aquifères sont bien développées.

CARYOPHYLLÉES

Cette famille comprend un grand nombre d'halophytes, dont beaucoup présentent des caractères spéciaux assez marqués, principalement la carnosité ; la plupart ont des feuilles à structure isolatérale ; il est à remarquer que cette structure est assez fréquente dans la famille, en dehors des halophytes.

Silene maritima With., **S. Thorei** Duf.

Ces deux plantes sont des sous-espèces de *S. inflata* Sm.; toutes deux présentent des feuilles épaissies, surtout la seconde; il est à remarquer que ce caractère se rencontre également plus ou moins dans une autre sous-espèce, *S. alpina* Thomas, et même souvent un peu dans le *S. inflata* type; il semble donc qu'il y ait une sorte de prédisposition à la carnosité dans les plantes de ce groupe.

Le *S. maritima*, que je prendrai pour type, est une plante vivace des rochers maritimes, qui s'avance parfois assez loin dans l'intérieur des terres, en particulier en Bretagne.

Feuille (fig. 6). — Comme l'indique Warming [1897], la structure de la feuille varie beaucoup et va de la disposition bifaciale à la disposition isolatérale; Warming a observé cette particularité pour des exemplaires venant de localités différentes; en réalité ces variations se rencontrent aussi sur un même pied suivant qu'il s'agit des grosses feuilles de la base ou des feuilles plus minces du sommet des tiges.

La fig. 9 représente une de ces feuilles de la base, nettement charnues, à structure serrée à peu près isolatérale.

L'épiderme présente des cellules isodiamétriques, à membrane externe peu épaissie, recouverte de cire, ce qui donne à la feuille un aspect glauque; celles de l'épiderme inférieur sont sensiblement plus grosses et plus bombées; les stomates se trouvent sur les deux faces et sont un peu enfoncés.

La face supérieure est occupée par 3-4 assises de cellules palissadiques allongées, à petits méats, de taille variable mais jamais très grande. A la face inférieure, il existe également 3-4 assises de cellules palissadiques aussi serrées que les précédentes, mais beaucoup plus grandes et plus grosses, ayant l'aspect commun aux grandes cellules de la plupart des plantes halophiles à feuilles charnues. Au centre se trouvent plusieurs assises polygonales petites, également chlorophylliennes d'ailleurs, avec çà et là de grosses cellules à oxalate de calcium en oursin, et les faisceaux formés de quelques éléments conducteurs entourés par une gaîne de cellules assez régulières : la

nervure principale, pas très grosse, ne présente rien de particulier.

Les feuilles plus minces ont la face inférieure occupée par des cellules arrondies formant un tissu lacuneux.

La même variabilité existe dans les exemplaires cultivés à



Fig. 6. — *Silene maritima.* — Coupe transversale d'une feuille de la base, passant par la nervure médiane. — Gr. 150.

l'intérieur, au point de vue de l'épaisseur de la feuille, de la nature du parenchyme de la face inférieure et de l'enfoncement des stomates.

Le *S. inflata* lui-même est une plante variable ; il est considéré comme possédant des feuilles isolatérales par Heinricher [1884] qui en donne une figure et par Warming [1897] ; or il

a assez souvent une structure à peu près bifaciale rappelant beaucoup celle des formes bifaciales de *S. maritima*, avec cependant les cellules palissadiques plus courtes et la membrane externe des cellules épidermiques *plus épaisse*.

La structure de la feuille de *S. maritima* var. *petræa* R. et F. (*S. montana* Arr.) des rochers de l'intérieur rappelle plus celle de *S. inflata* que celle de *S. maritima*.

Tige. — La tige a la structure de beaucoup de Caryophyllées, sans particularités intéressantes ; les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu épaissie, à fine cuticule ; les stomates sont à peine enfoncés. Quelques assises de cellules arrondies, les externes chlorophylliennes, sont suivies d'un anneau de sclérenchyme, puis de l'anneau libéroligneux continu.

Le *S. Thorei* Duf. est une plante vivace des sables maritimes du Golfe de Gascogne ; les feuilles sont plus épaisses que dans *S. maritima* et présentent encore plus nettement la disposition isolatérale ; elles ont le même revêtement cireux, les mêmes stomates un peu enfoncés, mais la membrane externe des cellules épidermiques est assez épaissie et possède une cuticule assez forte ; il en est de même dans la tige.

Silene succulenta Forsk.

Plante vivace des sables maritimes de la Méditerranée.

Les feuilles sont grosses, charnues, dressées, ayant un peu l'aspect et le toucher particulier de celles de *Mesembryanthemum crystallinum* L. ; de plus, surtout dans le haut de la plante, elles sont visqueuses et agglutinent le sable.

Feuille (fig. 7). — La structure est isolatérale et assez serrée ; tout le mésophylle est chlorophyllien ; il est formé de chaque côté de 3-4 assises de cellules palissadiques pas particulièrement grosses pour une plante charnue, semblables sur les deux faces ; au centre, les cellules sont courtes, polygonales, assez petites, sauf les cellules oxalifères ; les nervures, y compris la principale, sont peu développées et entourées d'une sorte de gaîne de cellules plus petites.

La partie la plus intéressante de la feuille est l'épiderme, identique du reste sur les deux faces ; ses cellules sont grosses,

peu bombées, à membrane externe peu épaissie et peu cutinisée : les stomates, situés sur les deux faces, ne sont pas enfoncés. Les poils glanduleux sont extrêmement nombreux et appartiennent à un type répandu chez les Caryophyllées; ils sont remarquables par leur taille (à peu près la moitié de l'épaisseur de la feuille) et par la grosseur de leurs cellules : la base est portée par une légère émergence du limbe, formée de quelques cellules épidermiques très grosses; le poil lui-même est constitué par une seule file de cellules (6-10) diminuant rapidement dans toutes leurs dimensions et présente ainsi une forme conique; la cellule basilaire est énorme, l'avant-dernière très petite; la cellule terminale glanduleuse forme une petite tête arrondie; l'épaisseur des parois diminue avec la taille des cellules. Ces poils sont non seulement des poils glanduleux, mais aussi des réservoirs d'eau rappelant, quoique tout différemment constitués, ceux des Ficoïdées.

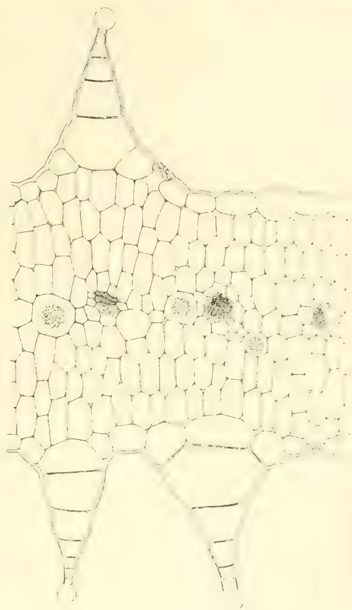


Fig. 7. — *Silene succulenta*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 110.

Tige. — Elle est construite sur le type général des Caryophyllées, avec quelques particularités dans la région externe.

L'épiderme est formé de cellules isodiamétriques, à membrane externe sensiblement plus épaisse que dans la feuille, à cuticule assez forte et plissée. Les poils glanduleux sont nombreux, mais moins différenciés que dans la feuille : les uns, assez longs (5-8 cellules), ont les cellules basilaires un peu ren-

flées ; les autres, plus courts (3-4 cellules), ne sont pas renflés à la base et n'ont plus aucun rôle aquifère.

L'écorce comprend 3-4 assises de cellules assez grandes, peu chlorophylliennes, contribuant à la carnosité de la tige ; l'anneau de sclérenchyme est peu épais (3-4 assises) ; l'anneau libéroligneux est continu, assez mince ; les vaisseaux du bois sont plongés dans un parenchyme qui reste longtemps cellulosique ; le centre est occupé par des cellules arrondies et une lacune axiale.

Meyer (1899 *b*) a signalé les poils glanduleux, mais sans parler de leur rôle aquifère ; il est vrai qu'il a étudié la tige, où ce rôle est bien réduit. Le grand développement de ces poils semble d'ailleurs être moins en rapport avec la salure du sol qu'avec la vie dans les sables très chauds, soumis à une vive insolation ; la plante se rencontre souvent à une certaine distance de l'eau salée.

Silene Otites Sm. var. **umbellata** DC.

Le *S. Otites* est une plante vivace des lieux arides sablonneux ; Warming (1897) signale une structure xérophile isolatérale de la feuille. La variété est simplement une forme naine, répandue dans les sables maritimes, les dunes mobiles, etc.

La feuille ne m'a pas présenté une structure aussi isolatérale que celle signalée par Warming ; la face supérieure est occupée par 3-4 assises de cellules palissadiques à méats petits ; le reste est constitué par plusieurs assises de cellules plus larges, plus courtes, un peu moins serrées, mais ne formant pas cependant un tissu lacuneux.

Les cellules épidermiques sont petites, à membrane externe légèrement épaissie ; les poils sont cutinisés, courts, aigus, formés d'une file de 3-4 cellules ; les stomates se trouvent sur les deux faces et ne sont pas enfoncés ; comme dans le type, le haut de la plante est couvert de poils glanduleux (1).

La tige est remarquable par le grand développement de l'anneau de sclérenchyme.

(1) Le type a une structure identique.

Silene nicæensis All.

Plante bisannuelle des sables maritimes de la Méditerranée, s'avançant rarement dans l'intérieur.

La feuille a été étudiée par Warming (1897) auquel je renverrai pour les détails; elle est isolatérale et rappelle beaucoup celle de *S. succulenta* (un peu moins charnue); comme dans cette plante, elle est couverte de poils glanduleux de grande taille, mais ne présentant pas la dilatation énorme des cellules basilaires et ne constituant pas par conséquent des poils aquifères.

La tige est du type de *S. succulenta*, avec un anneau de sclérenchyme bien développé.

Silene sericea All.

Plante annuelle des sables maritimes de la Méditerranée.

La feuille est velue, assez épaisse et même un peu charnue, à structure isolatérale.

Les cellules épidermiques, assez grandes, ont une membrane externe peu épaissie, finement cutinisée; les stomates, non enfoncés, existent sur les deux faces; les poils sont assez longs, aigus, non glanduleux, grêles, formés d'une file de cellules à parois un peu épaissies et légèrement granuleuses.

Le tissu palissadique est formé, sur chaque face, de 2-4 assises de cellules assez grosses, allongées, à très petits méats; le centre est occupé par des cellules plus courtes, arrondies, également chlorophylliennes, avec, par places, de grosses cellules oxalifères. Les nervures sont petites.

La tige présente le type habituel, sans trace de carnosité.

Dianthus gallicus Pers.

Plante vivace des côtes de l'Europe occidentale, de la Bretagne au Portugal; elle habite les dunes et se rencontre parfois à une certaine distance de la mer, quoique toujours dans la zone littorale.

Feuille (fig. 8). — La feuille offre une structure nettement isolatérale, ce qui est le cas de beaucoup d'autres *Dianthus*.

Les deux épidermes sont semblables ; leurs cellules, assez grandes, ont une membrane externe très épaisse à forte cuticule légèrement plissée et recouverte d'un fin revêtement cireux ; les stomates, plus nombreux à la face supérieure, sont enfoncés dans une dépression à parois abruptes dont la profondeur équivaut à peu près à l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques.

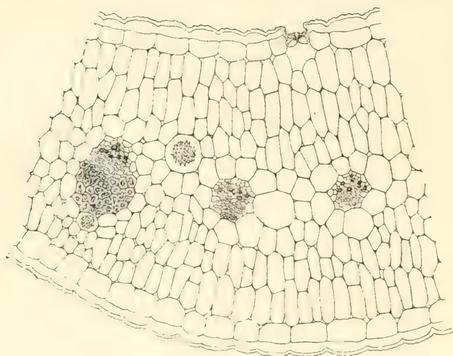


Fig. 8. — *Dianthus gallicus*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

Sous chaque épiderme se trouvent 3-4 assises de cellules palissadiques très chlorophylliennes, assez petites, courtes, serrées, à petits méats ; celles de la face inférieure sont un peu plus petites dans les régions correspondant aux nervures un peu grosses ; la partie centrale est occupée par 2-3 assises de cellules à peu près sans chlorophylle, polygonales ou arrondies, avec çà et là de grosses cellules oxalifères.

Les nervures sont entourées d'une sorte de gaine assez régulière de cellules arrondies sans chlorophylle, semblables à celles de la zone centrale ; le bois est formé de quelques vaisseaux dans du parenchyme cellulosique. Elles sont accompagnées du côté libérien d'une calotte de sclérenchyme, qui, suivant l'importance de la nervure, varie beaucoup : ce peut être une masse plus grosse que le faisceau lui-même ou simplement quelques cellules ; beaucoup de petites nervures en sont même entièrement dépourvues.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ont la même struc-

ture, avec cependant des stomates un peu moins enfoncés.

Tige. — Elle est construite sur le type général de la famille ; l'épiderme y présente les mêmes caractères que dans la feuille ; les premières assises de l'écorce contiennent seules un peu de chlorophylle ; le bois est peu développé (1).

Honckenya peploides Ehrh.

Plante vivace des plages et des galets maritimes ; c'est une espèce très caractéristique (2) et qui à ce titre a été fréquemment étudiée, en particulier, pour l'anatomie par Giltay [1886], Brick [1888], Petersen [1888], Warming [1891, 1897], Erikson [1896], Meyer [1899 *a*, 1899 *b*], pour la physiologie par Lesage [1890] et Diels [1898] ; la morphologie externe est connue par les travaux de Warming [1877, 1884], Brick [1888], Erikson [1894, 1896], résumés dans Warming [1906].

Feuille (fig. 9). — La feuille est très charnue, isolatérale et rappelle assez comme structure celle d'*Inula crithmoides* L.

Les deux épidermes semblables sont formés de cellules assez grandes, à membrane externe plane, un peu épaissie, finement cutinisée ; les stomates ne sont pas enfoncés et se trouvent sur les deux faces.

Le mésophylle est entièrement chlorophyllien, mais la chlorophylle est moins abondante dans la partie centrale ; sa structure m'a semblé moins serrée que dans la figure de Warming [1891]. Les cellules de la face supérieure sont palissadiques, grandes, allongées, à petits méats ; celles de la région centrale sont très grandes, les unes allongées comme les précédentes, les autres plus courtes, mais non arrondies, sauf les cellules oxalifères ; à mesure qu'on se rapproche de la face inférieure,

(1) Le *D. catalaunicus* Pourr. est une plante vivace des rochers, surtout maritimes, du Roussillon et de la Catalogne ; il se trouve également dans l'intérieur avec *D. attenuatus* Sm. dont il n'est qu'une forme.

La feuille est isolatérale et rappelle beaucoup celle du précédent. L'épiderme a cependant des cellules à membrane externe moins épaisse. La nervure médiane et les deux latérales sont remarquables par le très grand développement de leur sclérenchyme ; les autres en sont presque dépourvues. Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ont la même structure.

(2) Kearney [1904] la signale sur des sols contenant cependant seulement 0,006 p. 100 de sel.

les cellules deviennent de nouveau moins grandes; celles des assises externes sont même plus petites que celles de la face supérieure, moins régulièrement disposées, à méats un peu plus grands.

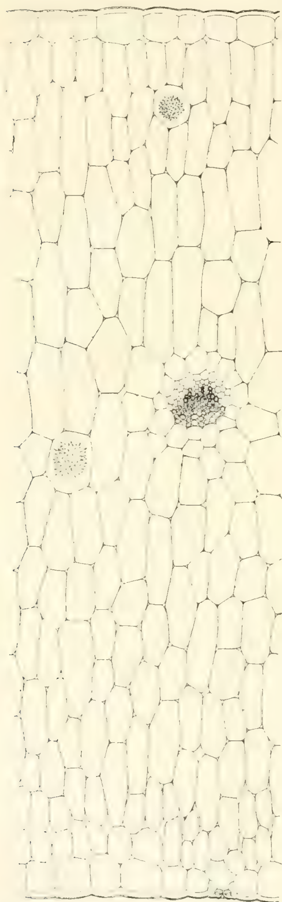


Fig. 9. — *Honckenya peploides.* — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 110.

Les nervures sont entourées d'une gaine de cellules arrondies, plus petites; elles sont formées d'un petit nombre d'éléments; le bois est peu développé; la principale présente, au moins en bas, un peu de tissu légèrement collenchymateux.

Tige. — La tige est particulièrement charnue, grâce au grand développement du parenchyme cortical (1). Elle a été figurée par Brick [1888] qui la décrit en détail et auquel je renverrai.

Cette plante fournit donc un exemple de carnosité prononcée, non seulement de la feuille, mais aussi de la tige; cette carnosité est du reste variable; elle est beaucoup plus forte dans les exemplaires que j'ai étudiés que dans ceux observés par Warming.

Sagina maritima Don

Petite plante annuelle des lieux frais du bord de la mer, souvent peu ou pas salés.

(1) Ce parenchyme est formé d'un certain nombre d'assises de grosses cellules.

La feuille est renflée à la face inférieure; l'épiderme est formé de petites cellules isodiamétriques, à membrane externe peu épaissie; les stomates, non enfoncés, se trouvent surtout à la face supérieure. Le tissu chlorophyllien forme une zone ininterrompue sous l'épiderme (1-3 assises); les cellules de la face supérieure sont courtes, oblongues; celles de la face inférieure (souvent une seule assise) sont plus arrondies. La région centrale est occupée par de grandes cellules sans chlorophylle, arrondies, avec quelques cellules oxalifères. La nervure principale a du sclérenchyme sous le liber; les nervures latérales sont très réduites.

Cette structure, avec zone chlorophyllienne bien séparée du tissu central, se retrouve du reste à peu près identique dans la feuille de *Sagina apetala* L.: il n'y a ici aucune différenciation dans le sens halophile.

Spergularia Lebeliana Rouy., **S. marginata** Kitt.

Ces deux plantes vivaces présentent à peu près la même structure. La première habite les rochers maritimes, la seconde les terres salées à Salsolacées. Cette dernière existe aussi au voisinage des sources salées de l'intérieur; en Algérie et en Tunisie, elle est répandue (ainsi que ses variétés) dans les terres fortes, salées ou non, les lieux humides des oasis (1), etc.., et serait ainsi moins halophile qu'on ne pense généralement.

Feuille. — La feuille de *S. Lebeliana* (fig. 10), par exemple, présente une section ovale. Les cellules épidermiques, de taille moyenne, ont une membrane externe peu épaissie, à cuticule très mince; les stomates, non enfoncés (2), se trouvent sur toute la surface de la feuille; il existe un assez grand nombre de poils glanduleux assez courts, formés d'une file de quelques éléments et terminés par une cellule arrondie, renflée.

Le tissu chlorophyllien, continu, se compose de 3-4 assises de cellules palissadiques, inégales, petites, plus ou moins allongées, à méats petits, et passant insensiblement au tissu aquifère cen-

(1) Dans ces dernières stations, elle est particulièrement bien développée; les feuilles y sont aussi charnues que dans les marais salés.

(2) Harshberger [1909] figure des stomates enfoncés dans *S. marina*.

tral; ce tissu est formé de grandes cellules sans chlorophylle, allongées, rayonnant à partir des nervures, à méats nuls ou très petits; çà et là se trouvent des cellules oxalifères.

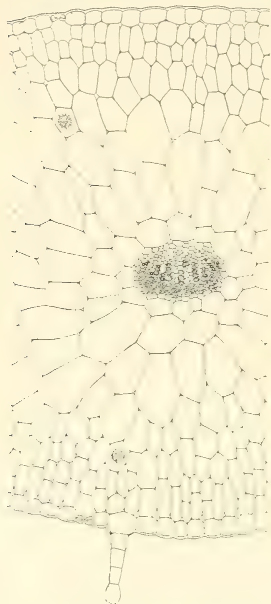


Fig. 10. — *Spergularia Lebeliana.* — Coupe transversale de la feuille passant par la nervure principale. — Gr. 110.

Les nervures occupent la région centrale et sont entourées de cellules plus petites formant une gaine confuse; le bois y est formé de files de vaisseaux séparées par du parenchyme cellulosique; la principale est assez grosse, les latérales petites.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur n'offrent aucune différence; certains pourtant ont les cellules palissadiques un peu plus allongées (ce qui est cependant considéré parfois comme un caractère halophile).

La feuille de *S. marginata* est souvent encore plus charnue, plus grosse, plus cylindrique; les cellules du tissu central y sont très grandes; la membrane externe des cellules épidermiques est un peu plus épaisse; les poils font d'ordinaire défaut (voir Warming [1890, 1897]) (1).

Les cotylédons sont fort peu différenciés; dans *S. Lebeliana*, par exemple, ils sont charnus, à cellules épidermiques grandes, avec membrane externe très mince et stomates non enfoncés; tout le parenchyme est formé par de grandes cellules ovoïdes ou arrondies, chlorophylliennes, à méats assez grands.

Tige. — La tige est construite sur le type habituel. Dans *S. marginata*, la partie supérieure est charnue; les cellules épidermiques ont une m mbrane externe un peu épaissie, à cuticule mince un peu plissée; les stomates ne sont pas enfoncés;

(1) La structure est du reste identique dans les *Spergularia* non halophiles et les *Spergula*, mais la carnosité est alors sensiblement plus faible.

les poils glanduleux sont du type décrit plus haut. L'écorce est assez épaisse; les cellules périphériques sont arrondies, chlorophylliennes, pas très grandes; les autres sont assez grandes et claires; après une assise de cellules plus petites, on rencontre l'anneau de sclérenchyme (1-2 assises de cellules), un peu de parenchyme et l'anneau libéroligneux continu; le bois forme des files de vaisseaux séparées par du parenchyme cellulosique; le centre de la tige est occupé par des cellules arrondies. Le *S. Lebeliana* a des poils plus abondants; le parenchyme cortical y est moins développé et a des éléments moins gros (1).

PARONYCHIÉES

Polycarpon peploides DC.

Petite plante vivace des rochers maritimes de la Méditerranée occidentale. Les feuilles sont charnues, mais la tige reste assez mince.

Feuille. — Quoique charnue, la feuille conserve une structure bifaciale très nette, déjà indiquée par Joesting (1902).

L'épiderme supérieur est formé de cellules très grandes, larges, non bombées, à membrane externe peu épaissie, à fine cuticule; les stomates, non enfoncés, y sont rares. L'épiderme inférieur est constitué par des cellules plus petites; les stomates y sont nombreux.

Tout le mésophylle est chlorophyllien; à la face supérieure, se trouvent 2-3 assises de cellules palissadiques très grandes, oblongues, présentant de petits méats; elles passent insensiblement aux cellules centrales, très grandes aussi, mais de forme arrondie; la partie inférieure est occupée par un tissu lacuneux formé de cellules plus petites que les précédentes et laissant entre elles de grands méats; la région centrale contient des cellules oxalifères.

Les nervures sont peu développées; la principale est constituée par un arc libérien et plusieurs files de vaisseaux de

(1) Joesting (1902) attribue à *S. salina* Presl. une cuticule assez forte et recouverte d'un peu de cire.

bois séparées par du parenchyme cellulosique; elle est entourée de cellules arrondies, plus petites que les cellules ordinaires de la zone centrale.

La coexistence d'une structure bifaciale et d'une carnosité aussi prononcée est un fait peu fréquent parmi les halophytes, à rapprocher du cas des *Cochlearia*.

Tige. — La tige présente le type des Caryophyllées, fréquemment réalisé du reste aussi dans les Paronychiées (voir Joesting [1902] et Meyer [1899 *b*]); elle n'est pas charnue; les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu épaissie.

Herniaria ciliata Bab.

Plante vivace des sables et rochers maritimes, très voisine, du reste, de l'*H. glabra* L.

La feuille, un peu épaissie sans être vraiment charnue, a une structure bifaciale.

Les cellules épidermiques, petites, isodiamétriques, ont une membrane externe un peu épaissie, à cuticule nette; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces; le bord de la feuille porte des poils courts, aigus, unicellulaires, cutinisés.

Le mésophylle est entièrement chlorophyllien; la face supérieure est occupée par 3-4 assises de cellules palissadiques assez allongées, à petits méats, passant insensiblement aux cellules arrondies qui forment la région centrale, où l'on rencontre quelques cellules oxalifères à cristaux en oursins. La face inférieure présente une assez grande épaisseur de cellules arrondies ou ovales, à méats assez grands, mais ne formant cependant pas un tissu aussi lacuneux que dans *Polycarpon peploides*.

Les nervures sont assez nombreuses, petites; la principale est renforcée par deux petites calottes de collenchyme.

C'est en somme une structure peu spécialisée qui ne diffère guère de celle d'*H. glabra* que par une plus grande épaisseur de la feuille, tenant à l'existence d'un plus grand nombre de cellules à la face inférieure, mais sans exagération des dimensions des cellules; les membranes des cellules épidermiques

sont, de plus, un peu plus épaisses que dans *H. glabra* : dans cette dernière plante, les poils font défaut ; ils sont au contraire abondants dans *H. hirsuta* L., qui offre la même structure.

La tige est construite sur le même type que dans les plantes précédentes et rappelle celle d'*H. glabra*.

TAMARISCINÉES

Tamarix anglica Webb

Le genre *Tamarix* est un genre halophile et désertique, formé d'arbustes et d'arbres à feuillage réduit ; ces plantes ont été étudiées en particulier par Vesque [1883], Warming [1897], et surtout Volkens [1887] qui donne plusieurs figures ; cet auteur décrit exactement les glandes épidermiques (sécrétant souvent des sels hygroscopiques) qui sont analogues à celles des *Frankenia* ; elles sont en effet formées de 4 cellules sécrétrices (2 externes et 2 internes) et de 2 cellules annexes plus profondes, et non de 2 cellules sécrétrices comme le dit Vuillemin [1887].

Feuille. — Les feuilles sont plus ou moins imbriquées ; la face la plus éclairée est la face inférieure.

L'épiderme supérieur est formé de petites cellules, à membrane externe peu épaissie, mais très bombée. Les stomates, peu ou pas enfoncés, y sont très nombreux et disposés en files longitudinales ; leur ostiole est perpendiculaire à la direction de la nervure principale. Les cellules de l'épiderme inférieur sont sensiblement plus grandes, peu bombées ; sur cette face, les stomates sont plus rares, mais les glandes épidermiques sont assez abondantes.

Le tissu palissadique n'est bien développé qu'à la face inférieure éclairée, où il forme 1-2 assises de cellules oblongues ; les cellules de la face supérieure (1-2 assises) contiennent moins de chlorophylle et sont arrondies ou ovales, parfois oblongues, plus courtes et moins régulièrement disposées que celles de la face inférieure. La partie centrale, assez épaisse, est formée par des cellules polygonales ou arrondies contenant aussi de la chlorophylle, à méats petits.

Les nervures sont petites et présentent souvent un peu de sclérenchyme en dessous du liber.

Les feuilles plus grandes, isolées, qui se trouvent sur les rameaux plus gros, présentent moins de différences entre leurs deux faces ; les cellules épidermiques y ont une cuticule plus épaisse.

Rameaux. — Les rameaux feuillés ont un épiderme formé de petites cellules à membrane externe plus ou moins épaissie ; les assises externes de l'écorce sont chlorophylliennes ; le périderme se forme de bonne heure dans la région sous-épidermique ; le sclérenchyme est bien développé sous forme d'îlots en dehors du liber.

La structure de *T. anglica*, tout en rappelant celle des espèces désertiques, est cependant beaucoup moins xérophile que dans ces plantes, où les stomates, en particulier, sont profondément enfoncés.

GÉRANIACÉES

Erodium maritimum Sm.

Petite plante annuelle des rochers et des pelouses maritimes, souvent à une certaine distance de la mer (1) ; c'est une halophile très peu marquée.

La feuille est mince, bifaciale. Les cellules épidermiques, petites, assez plates, ont une membrane externe à peine épaissie ; les stomates, non enfoncés, sont plus abondants à la face inférieure. Les poils, assez nombreux, sont du type répandu dans la famille ; les uns sont gros, aigus, ponctués, unicellulaires ; les autres, plus rares, sont plus minces, lisses, formés d'une file de quelques cellules et terminés par une cellule sécrétrice renflée. La face supérieure du mésophylle présente 1-2 assises de cellules palissadiques ; le reste est formé de cellules également chlorophylliennes, mais arrondies ou ovoïdes et peu serrées, avec quelques cellules oxalifères. La feuille ne possède donc aucun caractère halophile.

(1) Il est à remarquer qu'une forme très voisine, *E. Bocconi* Viv., souvent considérée comme une simple variété, se rencontre dans les montagnes de la Corse.

La tige n'a également aucune particularité intéressante ; les cellules épidermiques ont une membrane externe à peine épaissie ; les premières assises de l'écorce ont des cellules arrondies, chlorophylliennes ; les faisceaux, isolés, sont renforcés extérieurement par un peu de sclérenchyme.

Erodium Cicutarium L'Hér.

Cette plante, annuelle ou bisannuelle, est extrêmement polymorphe ; elle présente souvent dans la région littorale, principalement dans les dunes et les sables maritimes, des formes remarquables par leur pilosité plus intense ; les poils sont d'ailleurs bien développés également dans les formes des sables de l'intérieur et sont identiques à ceux d'*E. maritimum* ; on remarque aussi de gros poils sécréteurs, ponctués comme les poils tecteurs, mais pluricellulaires. Les cellules épidermiques ont une membrane externe mince, aussi bien dans les formes du littoral que dans celles de l'intérieur ; en aucun cas, les stomates ne sont enfoncés. La structure est toujours bifaciale, mais, dans les formes psammophiles, littorales ou non, le tissu palissadique est souvent formé de 2-3 assises de cellules, au lieu d'une seule comme dans les formes des endroits moins secs de l'intérieur, où les feuilles sont ainsi un peu plus minces ; les caractères xérophiles ne sont donc jamais bien accentués, à part la pilosité (1).

MALVACÉES

Lavatera arborea L.

Plante suffrutescente des rochers maritimes, souvent cultivée.

Les cellules épidermiques de la feuille sont petites et ont une

(1) Le *Geranium littorale* Rouy, des galets maritimes de la Somme, est une variété de *G. Robertianum* L. (ou de sa forme *G. purpureum* Vill.) ; le port est assez différent, mais la structure reste bifaciale avec une assise de cellules palissadiques (un peu plus allongées que dans le type) et 2-4 assises de tissu lacuneux ; les membranes externes des cellules épidermiques restent minces et les stomates non enfoncés, mais les poils font à peu près défaut.

membrane externe peu épaissie ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces ; les poils, très abondants, sont de deux sortes : les uns cutinisés, allongés, généralement étoilés, portés sur un léger renflement de la feuille, les autres courts, glanduleux, formés d'un pied unicellulaire et d'une tête renflée pluricellulaire.

A la face supérieure, se trouvent 1-2 assises de cellules palissadiques peu allongées ; le reste de la feuille est formé de quelques assises de cellules isodiamétriques à petits méats ; tout le mésophylle est d'ailleurs chlorophyllien.

Les cotylédons sont glabres ; leurs cellules épidermiques sont assez grandes ; la face supérieure est occupée par 2 assises de cellules palissadiques allongées, le reste par un tissu plus ou moins lacuneux ; il y a dans les deux épidermes un grand nombre de cellules à mucilages.

Lavatera maritima L.

Plante suffrutescente des rochers du littoral ou même de l'intérieur, simplement xérophile. La feuille présente le même type de structure que *L. arborea* ; les poils étoilés sont particulièrement développés et forment un tomentum serré.

ZYGOPHYLLÉES

Cette famille comprend un assez grand nombre de plantes de steppes et de déserts, parmi lesquelles plusieurs se rencontrent exclusivement ou particulièrement dans les endroits salés.

Nitraria tridentata Desf.

Arbrisseau désertique se rencontrant souvent, mais non exclusivement, dans les terrains salés. Je renverrai à la description de Volkens [1887] (avec figure de la structure de la feuille) et aux travaux de Jönsson [1902] et Pantanelli [1900] sur cette espèce et sur les espèces voisines.

La feuille est assez épaisse et recouverte d'un enduit cireux. Les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu

épaissie seulement ; les poils sont épars, unicellulaires, couchés ; les stomates, assez peu nombreux, sont fortement enfoncés, d'après Volkens ; je les ai vus à peine ou pas du tout enfoncés.

Le mésophylle est isolatéral et formé, sur chaque face, de 2-4 assises de cellules palissadiques serrées, assez courtes, au centre, de cellules plus irrégulières et plus ou moins arrondies ; les individus étudiés par Volkens ont un mésophylle entièrement palissadique, à chlorophylle un peu moins abondante au centre et à cellules externes allongées. Je rappelle l'existence de cellules tannifères et de cellules à mucilages (cellules aquifères de Volkens) déjà signalée par les auteurs précédents.

La nervure principale, assez grosse, présente un bois à files serrées, assez nombreuses ; les petites se terminent par des paquets de trachéides aquifères.

Zygophyllum album L.

Le genre *Zygophyllum* comprend un certain nombre d'espèces plus ou moins désertiques ou halophiles, parmi lesquelles plusieurs sont remarquables par la carnosité prononcée du pétiole et des folioles ; outre les travaux de Pantanelli [1900], je citerai les descriptions assez courtes de Volkens [1887] pour *Z. coccineum* L., *Z. album* L., *Z. simplex* L. (avec figure), de Maury [1887] pour *Z. Geslini* Coss. (avec figure de l'épiderme) et de Warming [1897] pour *Z. album* L. (?).

Le *Z. album* est une plante vivace, ligneuse à la base, des régions subdésertiques, se rencontrant fréquemment dans les endroits salés. Le pétiole et les deux folioles sont très charnus, cylindriques ou presque globuleux.

Pétiole (fig. 11). — La section est à peu près circulaire ; la structure est isolatérale et ne diffère de celle des folioles que par des détails dans la disposition des faisceaux.

Les cellules épidermiques, assez hautes, ont une membrane externe assez épaisse ainsi que la cuticule. Les stomates, disposés transversalement, sont un peu enfoncés ; les poils, en navette, sont très nombreux et donnent à la plante son aspect

grisâtre ; ils sont gros, unicellulaires, à pied très court, à membrane un peu épaissie et cellulosique ; Pantanelli leur attribue un rôle aquifère, ce qui est assez vraisemblable.



Fig. 11. — *Zygophyllum album.* — Coupe transversale du pétiole, montrant la partie centrale et les tissus périphériques. — Gr. 110.

Le tissu chlorophyllien est formé de 2-4 assises de cellules palissadiques assez grandes et allongées, à méats très petits ; cette zone fait tout le tour de l'organe, mais, dans la région médiane supérieure, est formée de cellules plus courtes et plus larges ; le tissu chlorophyllien n'est ici nullement délimité comme dans le *Z. simplex* étudié par Volkens ; il passe insensiblement, par l'intermédiaire de cellules encore allongées mais plus larges et moins chlorophylliennes, au tissu aquifère central formé de grosses cellules sans chlorophylle, à méats assez petits.

La nervure médiane, très grosse, se compose d'un arc libérien et de nombreuses files de vaisseaux de bois contiguës ou séparées par du parenchyme cellulosique ; elle est entourée de collenchyme particulièrement développé sur les côtés et dans les régions médianes.

Au voisinage de la zone palissadique, se trouvent un assez

grand nombre de petits faisceaux (1) à bois tourné vers l'extérieur et se terminant par des amas de trachéides aquifères ; ces faisceaux sont accompagnés de cellules contenant chacune un oursin d'oxalate de calcium.

Cette structure rappelle en somme, dans une certaine mesure, ce que l'on rencontre dans quelques Salsolacées.

Rameaux. — Les rameaux, dans leur partie terminale non ligneuse, sont assez charnus, mais moins que les feuilles ; leur section n'est pas tout à fait circulaire.

L'épiderme a les mêmes caractères que dans la feuille. L'écorce est épaisse et formée d'une dizaine d'assises de cellules arrondies, assez grandes, à petits méats, les plus externes chlorophylliennes, quelques-unes oxalifères. Les faisceaux libéroligneux sont confondus en un anneau continu formé de files de vaisseaux de bois et d'îlots libériens séparés de place en place par une file de parenchyme cellulosique. En dehors du liber, et en contact ou non avec lui, se trouvent des amas arrondis et de taille variable de fibres de sclérenchyme à parois très épaisses. La moelle assez considérable est formée de cellules arrondies à petits méats.

Tetradiclis Eversmanni Bge.

Plante annuelle des régions désertiques ou steppiques salées de l'Orient et de la Tunisie.

Feuille (fig. 12). — La feuille, glabre, présente quelques lobes courts, charnus, un peu déprimés en dessous.

Les cellules épidermiques sont assez plates, peu bombées et ont une membrane externe très peu épaissie ; les stomates ne sont pas enfoncés.

Le mésophylle est formé sur les faces latérales et supérieure de 2-3 assises de cellules palissadiques, contenant d'ailleurs assez peu de chlorophylle ; ces cellules sont assez grandes, sauf sur les bords de la feuille, et ont une forme ovoïde ou allongée, avec des méats assez nets ; à la partie médiane de la face inférieure, ce tissu n'existe pas à proprement parler et les cellules

(1) Il y en a aussi quelques-uns à des profondeurs diverses dans le tissu aquifère.

des couches externes ressemblent beaucoup à celles du parenchyme central, quoique plus petites.

A mesure qu'on s'éloigne de l'épiderme, les cellules deviennent insensiblement plus grosses et moins chlorophylliennes; on passe ainsi au parenchyme central aquifère, dépourvu de

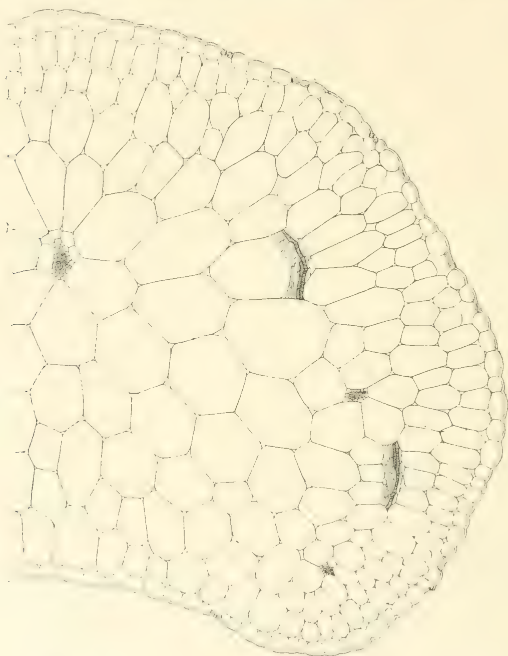


Fig. 12. — *Tetradiclis Eversmanni.* — Coupe transversale d'une moitié d'un lobe de la feuille. — Gr. 110.

chlorophylle, formé de très grosses cellules arrondies ou allongées et rayonnant à partir de la nervure principale; les méats, sans être très grands, sont cependant bien nets.

La nervure principale, souvent accompagnée de cellules petites et polygonales, est peu développée et formée simplement d'un peu de liber et de quelques vaisseaux de bois; les nervures latérales sont disposées en arc au voisinage du tissu chlorophyllien.

La structure est en somme celle de beaucoup de feuilles charnues à tissu palissadique périphérique et tissu aquifère central, passant insensiblement l'un à l'autre.

Tige. — La tige est très fine et peu charnue. L'épiderme est formé de cellules hautes et étroites, à membrane externe mince; les stomates ne sont pas enfoncés. L'écorce est constituée par 3-4 assises de cellules à peu près sans chlorophylle, arrondies, celles de l'assise interne plus petites et plus plates. Les faisceaux primitifs, assez petits, sont réunis par un anneau continu de tissu sclérifié qui englobe partiellement ou totalement le liber, du reste peu développé. La moelle est formée de cellules arrondies analogues à celles de l'écorce, et souvent creusée d'une lacune axiale.

PAPILIONACÉES

Cette famille comprend un assez petit nombre d'espèces littorales, croissant d'ordinaire dans les sables maritimes et par conséquent plus psammophiles qu'halophiles.

Ononis diffusa Ten.

L'*O. diffusa* est une plante annuelle des sables maritimes, très voisine d'*O. serrata* Forsk., plante désertique étudiée par Volkens [1887] qui en a figuré les poils.

La feuille est mince, couverte de poils glanduleux, formés d'une tête pluricellulaire portée sur un pédicelle constitué par 4-5 cellules, les basilaires plus grandes. Les cellules épidermiques sont petites, à membrane externe à peine épaissie; les stomates, non enfoncés, se rencontrent sur les deux faces.

Le mésophylle, bien qu'entièrement chlorophyllien, n'a pas une structure aussi isolatérale que dans *O. serrata*, où il est entièrement palissadique à l'exception de l'assise centrale (Volkens); ici, le tissu palissadique n'est bien développé qu'à la face supérieure, où il est du reste formé de cellules assez courtes; la partie inférieure est occupée par des cellules plus courtes encore, ovoïdes, avec des méats assez grands; le centre se com-

pose de cellules arrondies ou ovales, souvent allongées parallèlement à l'épiderme. Les nervures sont renforcées sur les deux faces par du sclérenchyme.

Astragalus bayonensis Lois., A. massiliensis Lam.

Plantes vivaces; la première croît dans les dunes, parfois même assez loin de la mer ; la seconde est une plante des sables et des rochers maritimes et se rencontre parfois dans l'intérieur.

Feuille (fig. 13). — Les folioles d'*A. bayonensis* sont petites, plus ou moins repliées ou enroulées en dessus, à structure isolatérale.

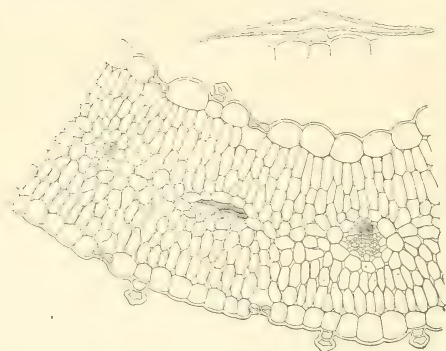


Fig. 13. — *Astragalus bayonensis.* — Coupe transversale d'une foliole, passant par la nervure principale. En haut, un poil vu de profil. — Gr. 150.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe fort peu épaissie ; celles de la face supérieure sont plus grosses que celles de la face inférieure et de plus très bombées ; les stomates sont enfoncés ; ceux de la face supérieure ont généralement leur ostiole perpendiculaire à la nervure principale ; ceux de la face inférieure au contraire l'ont parallèle. Les poils sont plus nombreux à la face inférieure ; ils sont en navette, avec un pied court unicellulaire, et ont une membrane un peu épaissie, cellulosique, légèrement verruqueuse ; ils sont longs et parallèles à la nervure principale.

Sous l'épiderme supérieur, se trouvent 2-3 assises de cellules palissadiques assez petites, courtes, très chlorophylliennes, à petits méats ; elles passent insensiblement aux cellules de la partie centrale qui sont moins chlorophylliennes, à méats un

peu plus grands, ovales ou arrondies, disposées irrégulièrement; les cellules de la face inférieure sont semblables à celles de la face supérieure, mais souvent un peu plus courtes et un peu moins serrées.

Les nervures sont entourées de cellules arrondies formant une sorte de gaine; elles sont constituées d'un petit nombre d'éléments: la principale n'a guère que 6-10 vaisseaux de bois; à son niveau, la structure du mésophylle est la même qu'ailleurs.

Les feuilles d'exemplaires cultivés dans l'intérieur ont une structure identique.

La feuille d'*A. massiliensis* Lam. présente une structure semblable, mais la membrane externe des cellules épidermiques est assez fortement épaissie.

Les cotylédons d'*A. bayonensis* sont peu différenciés, très différents de la feuille; les cellules épidermiques, plus grosses à la face supérieure, ont une membrane externe mince; il n'y a pas de poils; les stomates ne sont pas enfoncés. La partie supérieure est formée de 3-4 assises de cellules palissadiques, longues, alors que la partie inférieure présente 7-8 assises de cellules arrondies ou ovoïdes, à méats assez grands.

Pétiole. — Le pétiole est canaliculé en dessus; l'épiderme est analogue à celui du limbe. Les 3-4 premières assises de cellules sont ovales ou arrondies, petites et contiennent de la chlorophylle; elles sont remplacées dans les régions médianes supérieure et inférieure par un peu de collenchyme; le reste est formé de grandes cellules claires, arrondies. Les nervures sont assez grosses et portent du sclérenchyme en dessous du liber; la principale en a, en outre, au-dessus du bois.

Le pétiole a la même structure dans *A. massiliensis*, avec cependant un plus grand développement du sclérenchyme.

Tige. — Dans *A. bayonensis*, les cellules épidermiques, assez hautes, ont une membrane externe assez fortement épaissie, à cuticule bien nette; les stomates et les poils sont comme dans la feuille.

Sous l'épiderme, se trouve un hypoderme formé d'une assise de petites cellules polygonales sans chlorophylle, puis 4-5 assises de cellules un peu allongées radialement, très chlorophylliennes.

formant un tissu assimilateur bien différencié, nettement séparé du parenchyme à grandes cellules claires, polygonales (2-4 assises) qui lui fait suite ; de place en place, la zone chlorophyllienne est interrompue par un peu de collenchyme à membranes peu épaissies.

L'anneau conducteur est bien développé ; le liber forme des amas distincts accompagnés extérieurement de fibres de sclérenchyme ; le bois forme un cercle continu de vaisseaux réunis par du parenchyme lignifié. La partie centrale est occupée par des cellules arrondies à parois plus ou moins sclérifiées et par une lacune axiale.

Le développement du tissu assimilateur de la tige est à remarquer ; il est en rapport avec la petitesse des feuilles. Toute la plante présente des caractères xérophiles assez nets. Erikson [1896] signale l'isolatéralité de la feuille dans une espèce psammophile du Nord de l'Europe, *A. arenarius* L. ; c'est également le cas des espèces désertiques étudiées par Volkens [1887], où tout le mésophylle est palissadique et qui possèdent de plus des trachéides aquifères.

Medicago marina L.

Plante vivace, tomenteuse, des sables maritimes.

Feuille (fig. 14). — La feuille a été étudiée par Warming [1897] qui en a indiqué les principales particularités. Je n'aurai qu'à compléter sa description.

L'épiderme est formé de cellules assez petites, très bombées, à membrane externe peu épaissie, à cuticule très fine ; les stomates se trouvent sur les deux faces et sont plus enfoncés que dans *Astragalus bayonensis* ; toute la surface de la feuille est couverte de nombreux poils appliqués, très longs, unicellulaires (avec un pied à 1-2 cellules), à parois épaisses, cellulosiques, un peu rugueuses.

Tout le mésophylle est chlorophyllien ; le tissu palissadique, formé de plusieurs assises de petites cellules allongées, est bien développé des deux côtés ; à la face inférieure, les cellules sont un peu plus courtes et souvent un peu moins serrées, mais la différence est en somme peu sensible. La partie centrale est

occupée par plusieurs assises de cellules plus larges, moins serrées, arrondies ou ovoïdes, irrégulièrement disposées ; la structure est donc bien isolatérale.

Les nervures sont nombreuses et de taille variable. Les petites sont formées de quelques éléments plongés dans le parenchyme central. Les moyennes présentent deux (parfois une seule) calottes de sclérenchyme beaucoup plus grosses que la nervure elle-même ; tout autour de cet ensemble se trouve une sorte de gaine de cellules arrondies, contenant presque toutes un cristal de taille variable (oxalate de calcium). La nervure principale offre la même structure, avec un plus grand développement des éléments conducteurs ; la calotte scléreuse supérieure est très réduite ; l'inférieure au contraire est très grosse.

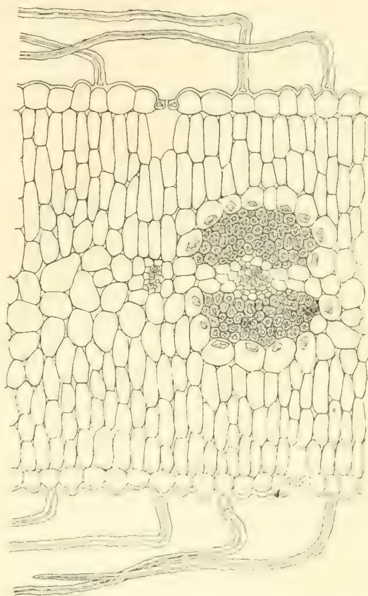


Fig. 14. — *Medicago marina*. — Coupe transversale d'une foliole, passant par une nervure secondaire. — Gr. 220.

La structure des feuilles de plantes cultivées dans l'intérieur reste isolatérale, mais le tissu palissadique n'est formé de chaque côté que de 2 (au lieu de 3-4) assises de cellules, plus grandes du reste que dans les plantes du littoral et un peu moins étroitement unies.

Comme dans *Astragalus bayonensis*, les cotylédons sont glabres et à structure bifaciale, donc très différents de la feuille ; les cellules épidermiques, plus grandes à la face supérieure, sont à peine bombées et ont une membrane externe à peine

épaissie (un peu plus à la face inférieure); les stomates ne sont pas enfoncés. La partie supérieure est occupée par 3-4 assises de cellules palissadiques peu serrées, assez grandes, l'inférieure par 6-10 assises de cellules ovales ou arrondies; les nervures sont dépourvues de sclérenchyme.

Pétiole. — L'épiderme est analogue à celui du limbe; le reste a le type de structure décrit pour *Astragalus bayonensis*, avec quelques différences de détail.

Tige. — Les cellules épidermiques sont petites, peu bombées, à membrane externe à peine épaissie et légèrement striée; les stomates sont enfoncés; les poils sont plus courts et moins appliqués que dans la feuille.

La première assise de l'écorce est formée de petites cellules chlorophylliennes; dans les angles de la tige, il y a un peu de collenchyme; les autres assises (8-10) sont formées de cellules plus grosses, arrondies, les premières chlorophylliennes, mais n'ayant pas le degré de différenciation que j'ai indiqué dans *Astragalus bayonensis*; l'assise en contact avec les îlots de sclérenchyme contient des cristaux d'oxalate.

La disposition du sclérenchyme et du système conducteur est la même que dans *Astragalus bayonensis*.

Medicago littoralis Rohde

Plante annuelle ou bisannuelle des sables maritimes, mais beaucoup moins exclusive que la précédente et se trouvant souvent dans l'intérieur.

La feuille (fig. 15) est mince, peu velue, à structure bifaciale.

Les cellules épidermiques sont assez grandes, beaucoup moins bombées que dans *M. marina*, à membrane externe mince; les poils sont du même type, mais rares; les stomates, un peu plus abondants à la face inférieure, sont un peu enfoncés.

Le tissu palissadique se trouve seulement à la face supérieure; il est formé de 2-3 assises de cellules pas très grandes, plus ou moins allongées, à très petits méats; les cellules qui occupent la face inférieure (4-6 assises) sont également chlorophylliennes, mais arrondies ou ovoïdes, à méats plus grands.

Les nervures sont du type de *M. marina*, les plus grosses accompagnées de sclérenchyme.

Le pétiole et la tige ont à peu près la même structure que dans *M. marina*, mais les poils y sont peu abondants.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ne présentent pas de différences avec ceux des sables maritimes.

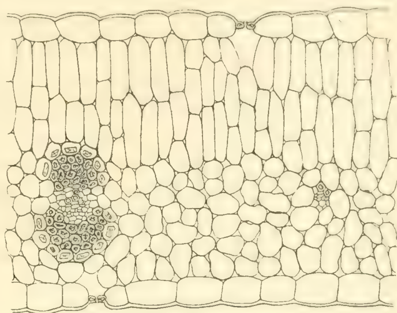


Fig. 15. — *Medicago littoralis*. — Coupe transversale d'une foliole. — Gr. 220.

Quoique cette plante se rencontre fréquemment dans les mêmes localités que *M. marina*, on voit qu'elle est à peu près dépourvue de caractères spéciaux et rappelle beaucoup par sa structure les espèces continentales du genre (1).

Lotus creticus L.

Plante vivace des sables maritimes, couverte de poils appliqués qui lui donnent un aspect argenté.

Feuille. — La feuille est mince, à structure assez homogène.

Les cellules épidermiques sont à peu près isodiamétriques, d'une taille relativement grande ; la membrane externe est peu épaissie ; les stomates, un peu plus nombreux à la face infé-

(1) Le *M. Lupulina* L. se rencontre souvent dans les sables maritimes. Les feuilles sont alors plus petites et plus épaisses, sans cependant être charnues; les poils sont plus abondants ; les cellules épidermiques conservent leur membrane externe peu épaissie ; les stomates sont un peu enfoncés comme dans la forme ordinaire; la feuille garde sa structure bifaciale, mais au lieu d'une ou deux assises de cellules palissadiques courtes, on rencontre 4-5 assises de cellules allongées (surtout les externes), dont l'ensemble occupe plus des trois quarts de l'épaisseur totale de la feuille. Lesage (1890) avait cependant trouvé à cette plante des feuilles plus minces sur le littoral.

Le *Trifolium arvense* L., au contraire, se rencontre dans les sables maritimes avec la même structure et des feuilles aussi minces que dans l'intérieur; les cellules épidermiques ont une membrane externe mince, un peu bombée ; les stomates sont à peine enfoncés; les poils sont assez abondants; le mésophylle est bifacial.

rieure, sont à peine enfoncés (1); les poils sont abondants, allongés, appliqués, unicellulaires, à membrane épaisse, cellulosique.

Tout le mésophylle est chlorophyllien ; à la face supérieure se trouvent 2-3 assises de cellules palissadiques allongées, à très petits méats ; la face inférieure présente 2-3 assises de cellules un peu moins allongées, plus irrégulières, moins serrées ; le centre est occupé par des cellules plus petites, courtes, ovales ou arrondies ; dans tout le mésophylle se trouvent des cellules à tannin.

Tige. — La tige présente une disposition analogue à celle de *Medicago marina* ; les cellules épidermiques sont petites ; leur membrane externe est assez épaissie, à cuticule bien marquée ; les poils et les stomates sont identiques à ceux de la feuille.

Lotus corniculatus L. var. **crassifolius** Ser.

Cette variété est assez abondante dans les sables et les rochers maritimes ; la carnosité n'est pas très considérable ; elle est assez variable, du reste, dans des individus poussant côte à côte (2).

Toutes les cellules sont plus grosses que dans le type, principalement les cellules palissadiques ; de plus, le nombre des assises de cellules est plus considérable ; les cellules de la face inférieure, au lieu d'être arrondies, sont ovoïdes et parfois même (mais pas toujours) presque aussi allongées que les cellules palissadiques, dont elles diffèrent, du reste, par leur disposition moins régulière, plus lâche.

Les membranes externes des cellules épidermiques restent aussi peu épaissies ; les stomates ne sont pas enfoncés.

Les pétioles et les tiges présentent aussi une augmentation d'épaisseur, mais à un degré moindre.

(1) Schmidt [1902] lui attribue des stomates assez enfoncés et des cellules épidermiques à membrane externe assez épaisse.

(2) Le *L. corniculatus* a également souvent des feuilles un peu épaisses dans les montagnes (var. *alpestris* Lamotte); des faits analogues ont été indiqués par Battandier [1887] pour diverses espèces.

Trigonella ornithopodioides DC.

Plante annuelle des lieux herbeux salés, mais se rencontrant aussi dans l'intérieur.

La feuille est très mince, sans aucun caractère spécial ; les cellules épidermiques ont une membrane externe à peine épaissie ; les stomates ne sont pas enfoncés ; le mésophylle est formé simplement de quelques assises de cellules courtes ; celles de l'assise supérieure sont ovoïdes.

Lathyrus maritimus Big.

Cette plante vivace des galets littoraux a été étudiée au point de vue morphologique par Irmisch [1859], Warming [1891, 1906] et Erikson [1896]; ce dernier donne de plus la description de la structure de la feuille.

La feuille est grande, assez épaisse, mais non charnue, glauque, à revêtement cireux.

Les cellules épidermiques sont bombées, à membrane externe peu épaissie (1). Les stomates ne sont pas enfoncés (2) et se trouvent surtout à la face inférieure.

Le mésophylle est bifacial (3) ; le tissu palissadique est formé de 2-3 assises de cellules ; le reste de la feuille (6-8 assises) est constitué par des cellules de forme irrégulière ; c'est un tissu lacuneux à chlorophylle peu abondante ; les cellules situées sous l'épiderme inférieur sont un peu allongées.

Les nervures, au moins les principales, sont accompagnées de sclérenchyme ; les cellules en contact avec le sclérenchyme contiennent souvent un cristal d'oxalate de calcium. Au niveau de la nervure principale, le tissu palissadique est réduit ; la face inférieure est occupée par des cellules polygonales avec un peu de collenchyme sous-épidermique.

Dans le pétiole et la tige, les cellules épidermiques sont

(1) D'après Chrysler [1904], elle serait plus mince dans les individus du lac Michigan que dans ceux du littoral.

(2) Plus ou moins enfoncés suivant les stations, d'après Harshberger [1909].

(3) Avec parfois tendance à l'isolatéralité ; voir à ce sujet Schmidt [1898].

plus petites, à membrane externe et cuticule plus épaisses : le sclérenchyme et le bois sont très développés ; ce dernier a des vaisseaux d'assez gros calibre.

FICOÏDÉES

Mesembryanthemum crystallinum L.

Plante annuelle des sables littoraux et désertiques.

Cette espèce et quelques autres ont été étudiées et figurées par Volkens [1887], auquel je me borne à renvoyer.

Je rappelle simplement que la feuille est charnue, isolatérale, à mésophylle formé de cellules courtes et assez grosses ; la particularité la plus intéressante réside dans l'épiderme, dont certaines cellules sont extraordinairement renflées, vésiculeuses, et constituent ainsi des réservoirs aquifères.

OMBELLIFÈRES

Cette famille comprend un petit nombre d'espèces halophiles, mais ces espèces présentent des caractères assez spéciaux et très différents.

Eryngium maritimum L.

Plante vivace des sables maritimes : Contejean [1881] l'a cependant rencontrée en Vendée à 60 kilomètres de la mer, sur des sables apportés, du reste, de l'Océan (1). Elle a été souvent étudiée au point de vue anatomique, principalement par Heinricher [1884] qui a signalé sa structure isolatérale, Giltay [1886], Lesage [1890] qui a constaté dans les exemplaires les plus proches de la mer une plus grande épaisseur de la feuille et un allongement des cellules palissadiques, Warming [1891, 1897] et Erikson [1896].

Dans la feuille (fig. 16), les cellules épidermiques sont assez

(1) Focke [1875], dans des essais de culture dans l'intérieur, a vu les germinations périr de bonne heure. Battandier [1887] au contraire l'a cultivée aisément.

grandes, sauf dans les régions correspondant aux grosses nervures; leurs membranes sont épaissies, surtout la membrane externe, qui présente une cuticule assez forte, principalement dans l'épiderme supérieur. Les stomates, répandus sur les deux faces, sont enfoncés. Tout l'épiderme présente un revêtement cireux.

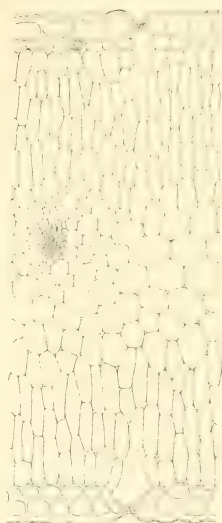


Fig. 16. — *Eryngium maritimum.* — Coupe transversale de la feuille, passant par une très petite nervure. — Gr. 110.

Sous l'épiderme, se trouve une assise hypodermique à éléments arrondis contenant parfois un oursin d'oxalate de calcium ; l'hypoderme est le plus souvent collenchymateux, principalement à la face inférieure ; cette zone est considérée comme un tissu aquifère par Erikson.

Le tissu palissadique est formé sur chaque face de 3-5 assises de cellules très chlorophylliennes, allongées, à petits méats; l'épaisseur de ce tissu est souvent un peu plus forte à la face supérieure, qui est également un peu plus chlorophyllienne ; l'assise la plus externe cependant est généralement formée de cellules plus courtes, plus larges, contenant un peu moins de chlorophylle que les autres; à la face inférieure les cellules sont parfois (mais pas toujours) un peu moins serrées. La partie centrale est formée par des cellules assez grandes, souvent allongées parallèlement à l'épiderme ; les méats sont assez petits; la chlorophylle est très peu abondante ou même fait entièrement défaut. Au voisinage des nervures, le parenchyme est formé de cellules assez petites.

Les nervures sont nombreuses; quelques-unes, très grosses, font saillie plus ou moins fortement à la face inférieure. Les petites sont formées simplement d'un amas libérien et de quelques vaisseaux de bois arrondis; les autres se font remarquer par l'existence à leur niveau de bandes de sclérenchyme plus ou moins grosses, interrompant le tissu palissadique ; il existe,

de plus, une forte bande de sclérenchyme tout le long du bord de la feuille, d'où elle se continue dans les épines. Les canaux sécréteurs existent dans le liber et dans le parenchyme, au-dessus et au-dessous (pas toujours) des faisceaux.

L'écorce du pétiole présente extérieurement une série de bandes épaisses de collenchyme séparées par des régions chlorophylliennes à cellules ovoïdes ; le reste est constitué par des cellules assez grandes, arrondies ou polygonales.

La tige possède des côtes assez fortes ; les cellules épidermiques ont une cuticule très épaisse ; les côtes sont occupées par de gros amas de collenchyme ; le tissu chlorophyllien, à cellules petites, arrondies, est très réduit. Les faisceaux sont réunis par du sclérenchyme, formant ainsi un anneau continu. Les canaux sécréteurs sont abondants : dans la partie externe, il y en a d'ordinaire un gros par côte et deux petits par faisceau ; il en existe aussi dans la partie interne, au voisinage du bois, et dans le liber.

Comme on voit, *E. maritimum* présente une structure xérophile assez marquée, principalement quant à l'épiderme ; le grand développement du sclérenchyme et la présence d'épines sont également à noter, comme assez rares dans les halophytes (1).

Echinophora spinosa L.

Plante vivace des sables maritimes de la Méditerranée ; elle a été étudiée par Warming [1897], Courchet [1884] et surtout Pécout [1907]. Je renverrai à ce dernier auteur pour tout ce qui concerne la structure générale de la feuille, du pétiole et de la tige.

(1) La feuille d'*E. campestre* L. (qui se rencontre assez souvent sans modifications dans les sables maritimes) a le même type de structure isolatérale (voir Giltay [1886], Heinricher [1884]), mais elle est plus mince que dans *E. maritimum* et n'a pas de revêtement cireux ; les cellules épidermiques, plus petites, ont une membrane externe moins épaisse ; les stomates sont enfoncés de la même manière ; il n'y a pas d'hypoderme proprement dit, les cellules de la première assise étant, quoique plus courtes, chlorophylliennes (à l'exception de quelques cellules oxalifères) ; les cellules palissadiques sont moins nombreuses et plus petites ; la disposition du parenchyme central, des faisceaux, des canaux sécréteurs et du sclérenchyme est la même que dans *E. maritimum*. La feuille est donc un peu moins xérophile que dans cette espèce.

Les divisions de la feuille (fig. 17) sont épaisses, à section à peu près triangulaire et terminées par un aiguillon. L'épiderme, qui présente quelques rares poils isolés, courts, unicellulaires, a une membrane externe épaisse, à forte cuticule un peu plissée; les stomates, non enfoncés, sont abondants.

Le tissu palissadique, tout à fait tranché, est interrompu aux angles et par places, et remplacé alors par du collenchyme; il est constitué par deux assises régulières (rarement trois et seulement par endroits) de cellules allongées, à méats très petits. Tout le reste du mésophylle est formé de grandes cellules polygonales sans chlorophylle, à méats nuls ou très petits, un peu lignifiées dans la partie centrale; cette région incolore contient les faisceaux principaux et secondaires ainsi que les canaux sécréteurs. Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ont une cuticule un peu plus mince et une section des lobes plus aplatie; Pécout a du reste signalé des variations dans la structure de la feuille.

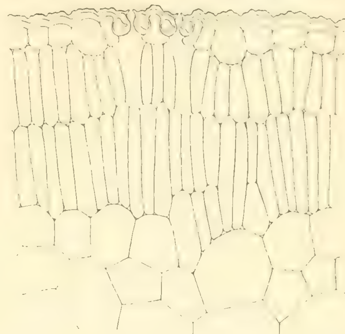


Fig. 17. — *Echinophora spinosa*. — Coupe transversale d'une division de la feuille (région externe). — Gr. 220.

La structure des cotylédons diffère beaucoup de celle de la feuille; les cellules épidermiques ont une membrane externe mince; le parenchyme est bifacial ou à peu près et peu différencié.

Le pétiole rappelle beaucoup les divisions de la feuille dont il diffère surtout par le plus grand développement du collenchyme et des faisceaux; ceux-ci, disposés irrégulièrement et accompagnés de sclérenchyme, sont, comme l'a montré Pécout, les uns normaux, les autres concentriques (1) avec bois périphérique et liber à l'intérieur; le sclérenchyme se compose dans ces

(1) Avec toutes les dispositions intermédiaires.

derniers de quelques éléments placés au centre du liber. L'épiderme et le tissu chlorophyllien ont les mêmes caractères que dans le limbe.

Dans la tige, l'épiderme ne présente rien de spécial, mais les poils sont plus nombreux ; les côtes sont occupées par du collenchyme; dans les sillons, on retrouve deux assises de cellules palissadiques, puis du tissu incolore, mais la distinction est moins tranchée que dans la feuille.

Warming considère la structure de cette plante comme xérophile plutôt qu'halophile ; en réalité, il y a un mélange des deux sortes de caractères puisque l'épaississement des membranes externes de l'épiderme s'associe à l'existence de grosses cellules et d'une certaine carnosité.

Crithmum maritimum L.

Plante vivace des rochers et des galets maritimes.

Feuille (fig. 18). — La feuille est charnue, quoique plate ; sa structure est isolatérale.

Les cellules épidermiques (plus petites dans la région de la nervure médiane) ont une membrane externe peu épaissie, à cuticule très mince ; les stomates se trouvent sur les deux faces et sont plus ou moins enfoncés, mais jamais bien considérablement.

Le tissu assimilateur est représenté par 3-4 assises de cellules palissadiques, allongées, à petits méats, pas très grosses ; celles de la face inférieure sont à peu près identiques à celles de la face supérieure, parfois un peu moins serrées. Cette zone est interrompue sur les deux faces dans la région de la nervure médiane, où elle est remplacée par des cellules analogues à celles de la région centrale (parfois un peu épaissies aux angles à la face inférieure).

Le centre est constitué par de nombreuses (6-10) assises de grandes cellules arrondies ou polygonales, à méats pas très grands, formant une sorte de tissu aquifère à peu près dépourvu de chlorophylle.

La nervure principale est grosse; le liber forme un amas assez considérable et contient un canal sécréteur; le bois

présente de nombreux vaisseaux isolés dans du parenchyme cellulosique. Les autres nervures sont bien moins développées. Les canaux sécréteurs se trouvent soit au voisinage des faisceaux, soit dans le tissu palissadique et même, au moins à la face supérieure, contre l'épiderme.

Battandier [1887] a cultivé cette plante dans l'intérieur et a

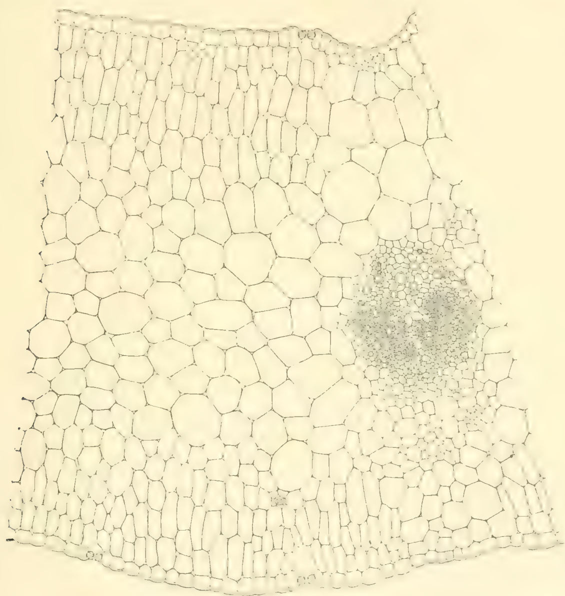


Fig. 18. — *Crithmum maritimum.* — Coupe transversale d'une division de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 110.

vu qu'elle avait alors des feuilles minces et molles. J'ai pu constater qu'en culture les feuilles sont moins épaisses, tout en restant assez charnues; les stomates sont un peu moins enfoncés; la distinction entre le tissu palissadique et le tissu central est moins nette, ce dernier contenant un peu de chlorophylle et étant formé de cellules plus petites; enfin, parfois, mais pas constamment, le tissu palissadique inférieur est moins serré et la structure est un peu moins nettement isolatérale.

Dans les cotylédons, les stomates ne sont pas enfoncés. La face supérieure comprend 2 assises de cellules palissadiques peu serrées ; le reste est constitué par des cellules arrondies, à l'exception de l'assise en contact avec l'épiderme inférieur qui présente des cellules courtement oblongues ; tout le parenchyme est chlorophyllien ; la structure rappelle donc très peu celle de la feuille.

Pétiole. — Le pétiole est également charnu et a une section arrondie avec un léger sillon à la face supérieure.

L'épiderme a les mêmes caractères que dans le limbe. Entre les amas de collenchyme sous-épidermique, se trouve le tissu chlorophyllien ; les cellules sont oblongues ou plus ou moins allongées ; cette zone est bien distincte des tissus profonds et comprend 3-4 assises de cellules ; les stomates sont naturellement localisés dans ces bandes ; le tissu chlorophyllien fait défaut dans la région du sillon médian où le parenchyme est incolore. Le reste du pétiole est occupé par un parenchyme sans chlorophylle, à grandes cellules arrondies.

Les faisceaux, peu nombreux, sont disposés en arc et ont la même structure que dans la feuille. Les canaux sécréteurs se trouvent en dedans du bois et dans le liber ; de plus, il y en a un en dedans de chaque îlot de collenchyme, en contact ou non avec lui.

Dans les exemplaires cultivés, le pétiole est plus aplati ; les cellules palissadiques sont un peu plus courtes et les stomates peu enfoncés.

Tige. — La tige, également charnue, a une structure rappelant celle du pétiole ; les cellules épidermiques ont une membrane externe plus épaisse ; le collenchyme est plus développé ; bien entendu il n'y a pas de sillon et les faisceaux forment un cercle. Dans les tiges âgées, le périderme est développé ; les faisceaux du bois sont réunis par lignification de la région intermédiaire ; en dehors du liber se trouvent de petits îlots de fibres de sclérenchyme.

Orlaya maritima Koch

Plante annuelle des sables maritimes ; elle se rencontre aussi, en Algérie et en Tunisie, dans les sables plus ou moins salés de

l'intérieur et même, comme le fait remarquer Battandier [1887], dans la région montagneuse, sur des sables non salés.

La feuille est mince, grisâtre, à structure à peu près isolatérale.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe peu épaissie, non bombée ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces qui portent de nombreux poils unicellulaires, gros, assez courts, droits ou arqués, atténués en pointe mousse, à parois assez épaisses, verruqueuses, cutinisées.

Le tissu palissadique se compose de chaque côté de 2-3 assises de cellules oblongues, à méats très petits ; le centre de la feuille, moins chlorophyllien, est formé de cellules arrondies ou polygonales de taille variable. Les nervures, accompagnées de canaux sécréteurs, ne présentent rien de spécial (1).

RUBIACÉES

Galium arenarium Lois.

Plante vivace des plages de l'Ouest de la France, à feuilles assez épaisses sans être charnues, à bords un peu recourbés en dessous.

Feuille (fig. 19). — La structure est intermédiaire entre la structure bifaciale et la structure isolatérale.

Les cellules épidermiques sont semblables sur les deux faces, assez grosses, légèrement bombées ; leur membrane externe est relativement épaisse, à cuticule assez marquée, et un peu striée dans la région de la nervure médiane ; les autres membranes sont légèrement épaissies ; les poils sont très rares et unicellulaires ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces, mais sont plus abondants à la face inférieure.

Tout le mésophylle est chlorophyllien, sauf autour des nervures ; à la face supérieure se trouvent 2-3 assises de cellules

(1) Il existe, sur les rochers, les falaises et dans les sables maritimes, une série d'espèces ou de formes de *Daucus*, que je n'ai pu étudier, faute de matériaux suffisants; ces plantes ont des feuilles plus ou moins épaisses, luisantes, parfois même presque charnues (*D. Gingidium* L.); Battandier [1887] a constaté que *D. gummifer* Lam. pousse et se resème bien, en dehors du voisinage de la mer, tout en conservant ses feuilles épaisses et luisantes.

palissadiques oblongues, à petits méats, assez serrées; les cellules de la face inférieure (3-4 assises) sont oblongues ou ovales, plus courtes que les précédentes et assez lâchement unies, les méats étant assez grands; la région centrale est occupée par des cellules polygonales ou arrondies. Dans la région de la nervure médiane, le tissu palissadique ne comprend guère qu'une assise; le reste, ainsi que le parenchyme de la face inférieure, est formé de cellules arrondies peu chlorophylliennes. La feuille présente quelques cellules à raphides d'oxalate de calcium.

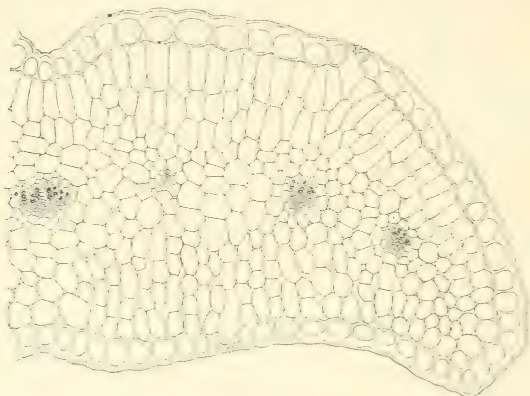


Fig. 19. — *Galium arenarium* — Coupe transversale d'une moitié de la euille. — Gr. 150.

Les nervures sont entourées d'une gaine de cellules arrondies assez petites, dépourvues de chlorophylle; elles se composent simplement d'un amas libérien et de quelques files courtes de vaisseaux de bois séparées par du parenchyme cellulosique.

La feuille de *G. verum* L. (1) offre une structure bifaciale bien plus nette; elle est plus mince, plus enroulée en dessous sur les bords; l'épiderme supérieur a des membranes externes assez épaisses, peu de poils et pas de stomates, tandis que l'inférieur a des membranes externes minces, de nombreux poils unicellu-

(1) La forme des sables maritimes est la var. *littorale* Bréb.; elle a des feuilles plus petites et plus enroulées que le type, mais la structure est identique.

laires et de nombreux stomates non enfoncés (voir à ce sujet Grevillius [1897]); les cellules de la zone palissadique forment 2 assises à la face supérieure; le reste du mésophylle est constitué par 3-4 assises de cellules arrondies ou ovoïdes.

Tige. — La tige est tétragone, à 4 ailes très marquées, arrondies. Les cellules épidermiques sont grandes et ont une membrane externe très épaisse; les ailes sont occupées par un peu de collenchyme; entre elles, les premières assises de l'écorce contiennent seules un peu de chlorophylle; cette région se termine par une assise circulaire très régulière; l'anneau libéroligneux est assez épais et continu; le bois est formé de files de vaisseaux séparées par du parenchyme cellulosique ou lignifié. Çà et là dans le parenchyme cortical se trouvent des cellules à raphides.

Galium neglectum Le Gall

C'est une sous-espèce de *G. Mollugo* L.; elle se rencontre dans les sables et galets maritimes un peu herbeux (1).

Les feuilles, assez étroites, sont repliées en dessous sur les bords; la membrane externe des cellules épidermiques est peu épaissie; les stomates (rares à la face supérieure) ne sont pas enfoncés; les poils, unicellulaires, sont peu abondants. Le tissu palissadique se compose de 1-3 assises de cellules courtes; le reste du mésophylle est formé de cellules ovoïdes ou arrondies, moins serrées.

La feuille de *G. Mollugo* n'en diffère que parce qu'elle est plane et possède un mésophylle moins serré, surtout à la face inférieure.

La tige de *G. neglectum* et de *G. Mollugo* a la même structure que celle de *G. arenarium*, mais la membrane externe des cellules épidermiques est moins épaisse.

Crucianella maritima L.

Plante vivace, à tige ligneuse, des sables maritimes de la Méditerranée.

(1) Moins halophile que *G. arenarium*.

Feuille. — La feuille, pas très épaisse mais coriace, a été étudiée par Warming [1897], qui en a donné les principaux caractères.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu épaissie ; d'après Warming, celles de la face supérieure sont plus hautes ; je n'ai rien vu de tel ; les stomates se trouvent sur les deux faces, mais sont plus nombreux à la face inférieure ; ils sont légèrement enfoncés, ainsi que les cellules voisines ; la face supérieure porte quelques poils courts, unicellulaires.

Le mésophylle, entièrement chlorophyllien, présente une structure isolatérale serrée ; sous chaque épiderme, se trouvent 2 assises de cellules palissadiques plus ou moins allongées, à petits méats ; à la face inférieure cependant, les méats sont plus grands ; la partie centrale est formée de cellules arrondies ou polygonales, également à méats assez petits, avec quelques cellules à raphides d'oxalate de calcium (1).

Les petites nervures se composent de quelques éléments ; la principale, assez grosse, est entourée d'une gaine de cellules assez peu distincte ; à ce niveau le tissu palissadique fait défaut et l'épiderme est renforcé par un peu de collenchyme ; les deux bords de la feuille sont occupés également par du collenchyme.

Tige. — Les cellules épidermiques ont une membrane externe épaisse ; 1-2 assises de collenchyme sont suivies de quelques assises de parenchyme, les premières à cellules arrondies, les autres à cellules plus grandes, polygonales. Le bois forme un anneau continu, remarquable par son épaisseur ; la partie centrale de la tige est détruite de bonne heure.

COMPOSÉES

Aster Tripolium L.

Plante bisannuelle (ou vivace) des lieux salés humides du littoral et de l'intérieur.

Feuille. — La feuille, plus ou moins charnue, a été étudiée par Lesage [1890] et Warming [1890, 1897]. La carnosité est

(1) Ceci a déjà été signalé dans *C. maritima* par Solereder [1893].

d'ailleurs variable dans une même station ; elle est sensiblement plus prononcée dans les feuilles des pieds stériles.

Les cellules épidermiques sont assez grandes, à membrane externe peu épaissie, à très fine cuticule ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces.

Le mésophylle, entièrement chlorophyllien, offre une structure isolatérale ou à peu près. La face supérieure est occupée par 3-4 assises de cellules palissadiques très grandes, à petits méats : dans les feuilles plus épaisses des pousses stériles, les cellules palissadiques sont beaucoup plus allongées et plus grandes.

La face inférieure est également palissadique ; dans les feuilles moyennes, les cellules sont un peu plus petites et surtout moins serrées ; dans les feuilles des pousses stériles, elles ont les mêmes caractères qu'à la face supérieure et par conséquent la structure est plus nettement isolatérale.

La région centrale est occupée par plusieurs assises de cellules très grandes, isodiamétriques, arrondies ou polygonales, un peu moins chlorophylliennes que les cellules palissadiques, constituant, si on veut, un tissu aquifère à peine différencié.

Les nervures sont entourées de cellules plus petites, mais ne formant pas de gaine véritable ; les petites se composent de quelques éléments conducteurs ; les moyennes présentent quelques files de vaisseaux de bois séparées par du parenchyme cellulosique, et un canal sécréteur en dessous du liber ; la nervure principale, outre sa grosseur plus considérable, présente de plus un peu de sclérenchyme en haut et en bas ; à son niveau, le tissu palissadique est interrompu et remplacé par des cellules polygonales.

Comme on le voit, l'*A. Tripolium* est du type des plantes à feuilles moyennement charnues ; Lesage figure le mésophylle (dans les plantes du littoral) comme formé uniquement de cellules palissadiques allongées, arrondies au bout et assez étroites ; je n'ai jamais rencontré une telle disposition.

La plante, cultivée dans l'intérieur, a des feuilles moins charnues, mais encore assez épaisses ; les cellules sont plus courtes, moins grosses, principalement celles de la face inférieure, qui sont assez différentes de celles de la face supérieure ; je n'ai

cependant pas vu la structure que figure Lesage pour la plante de l'intérieur, où la face inférieure serait occupée par un véritable tissu lacuneux à éléments arrondis.

Les cotylédons sont relativement peu charnus et formés de cellules assez courtes, surtout à la face inférieure.

Tige. — La tige, également charnue, a été figurée par Brick [1888] ; sa structure est d'ailleurs assez variable.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie, à fine cuticule ; Brick signale une assise hypodermique à cellules arrondies ; en réalité, les premières assises du parenchyme cortical sont toutes semblables et contiennent un peu de chlorophylle. La zone suivante (10-15 assises) est très épaisse et formée de cellules arrondies, claires ; dans les grandes plantes des endroits particulièrement humides et relativement peu salés, cette zone présente de véritables canaux aérifères de plante aquatique (voir la figure de Brick) ; dans les petits individus des vases salées, ces canaux n'existent pas et la structure est beaucoup plus serrée (1).

Les faisceaux, de taille inégale, sont assez peu régulièrement disposés; le bois est bien développé ; en dehors du liber, se trouve un îlot de sclérenchyme et souvent un canal sécréteur ; la région interfasciculaire et la périphérie de la moelle sont lignifiées ; une lacune axiale occupe de bonne heure le centre de la tige.

Evax pygmæa Pers.

Cette petite plante annuelle n'est pas une véritable halophile ; elle se rencontre dans les lieux arides de l'intérieur, mais se trouve aussi assez souvent dans les sables maritimes.

La feuille a des cellules épidermiques à membrane externe peu épaissie ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces ; la feuille est entièrement couverte d'un tomentum formé de poils d'un type répandu chez les Composées, longs, enchevêtrés, assez minces, portés sur un court pied pluricellulaire.

Le tissu palissadique est formé à la face supérieure de

(1) La tige est alors *moins* charnue.

1-2 assises de cellules petites, courtes ; la région centrale comprend 3-4 assises de cellules petites, arrondies, serrées ; les cellules de l'assise en contact avec l'épiderme inférieur rappellent celles de la zone palissadique, mais sont plus lâches et moins régulièrement disposées. Tout le mésophylle est chlorophyllien, à l'exception des cellules qui entourent les nervures, principalement la nervure médiane ; à ce niveau se rencontre un peu de collenchyme sous l'épiderme supérieur.

Helichrysum Stæchas DC.

Comme la précédente, cette plante n'est pas une halophile, mais se rencontre très communément dans l'Ouest de la France dans les sables maritimes, les dunes, etc.

Les feuilles sont plus ou moins repliées en dessous sur les bords ; la face inférieure est couverte d'un tomentum abondant ; la face supérieure, également tomenteuse dans le jeune âge, perd souvent ensuite une grande partie de ses poils. La structure est bifaciale.

L'épiderme supérieur, dépourvu de stomates et à poils rares, est formé de cellules assez grandes relativement, à membrane externe assez peu épaissie, mais très cutinisée. L'épiderme inférieur présente des cellules plus petites, à membrane externe moins cutinisée, à nombreux poils enchevêtrés, portés sur un pied court formé de quelques cellules en file ; les stomates sont nombreux et légèrement surélevés ; il existe çà et là quelques poils sécréteurs courts, pluricellulaires, en massue.

La face supérieure offre 2-4 assises de cellules palissadiques serrées, petites, courtes ; le reste du mésophylle, également chlorophyllien, est formé de plusieurs assises de petites cellules arrondies ou irrégulières, constituant un tissu lacuneux ; autour de la nervure principale seulement, le parenchyme est incolore.

Inula crithmoides L.

Plante vivace, ligneuse à la base, des rochers maritimes et des marais salés.

Feuille (fig. 20). — La feuille, très charnue, a été rapide-

ment étudiée par Warming (1897) ; la carnosité est, du reste, plus ou moins prononcée, suivant les individus. La structure est isolatérale.

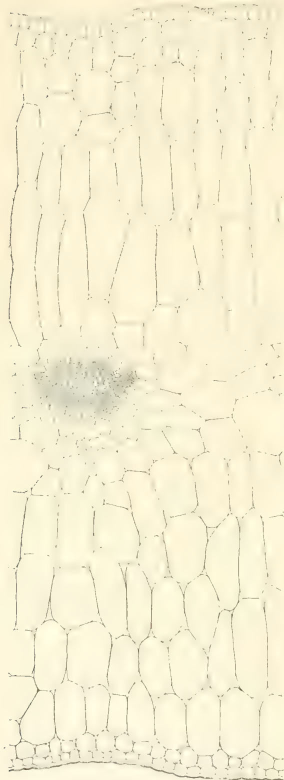


Fig. 20. — *Inula crithmoides.* — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 110.

Les cellules épidermiques sont petites (surtout à la face inférieure), isodiamétriques, et ont une membrane externe assez épaissie, mais faiblement cutinisée. Les stomates, peu nombreux, se trouvent sur les deux faces et ne sont pas enfoncés.

Sous chaque épiderme, se trouvent 1-2 assises de cellules assez petites, courtes ou même arrondies, puis 4-6 assises de cellules très grandes, allongées, à méats assez grands du reste. La zone centrale, entre les nervures, est formée de cellules à méats très petits ; elles sont isodiamétriques ou allongées parallèlement à l'épiderme et ont moins de chlorophylle que les autres. Dans la région de la nervure médiane, les cellules de la face inférieure sont plus grosses, moins allongées et un peu moins chlorophylliennes. Dans les jeunes feuilles, les cellules sont toutes moins allongées, souvent même simplement ovoïdes.

Les nervures sont entourées par une gaine claire, assez peu nette, formée de 1-2 assises de cellules assez petites ; la principale est assez grosse et se compose de quelques files de vaisseaux de bois, séparées par du parenchyme cellulosique, et d'un arc libérien avec en dessous un canal sécréteur.

La structure de la feuille rappelle donc celle des plantes les plus charnues; le tissu aquifère n'y est pas différencié aussi nettement que dans les *Spergularia*, par exemple; l'*Inula crithmoides* a plutôt le type de structure d'*Honckenya*.

Tige. — La tige est légèrement charnue dans sa partie supérieure, ligneuse au contraire à la base.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie, à cuticule nette. Les premières assises (1) de l'écorce sont seules chlorophylliennes; ce parenchyme est assez épais dans les jeunes tiges et formé de cellules arrondies. Des arcs de sclérenchyme, plus ou moins développés et accompagnés en dehors de canaux sécréteurs, se trouvent en dehors du liber. Dans les jeunes tiges, les faisceaux sont isolés et le bois est simplement formé de quelques files de vaisseaux; plus tard, le bois forme un cercle continu, très considérable à la base des tiges âgées; la moelle est alors lignifiée et le périderme bien développé.

Inula spiræifolia L.

Plante vivace de l'intérieur, mais se rencontrant souvent sur les falaises, au voisinage de la mer.

Les feuilles, coriaces, minces, y conservent une structure bifaciale. Les cellules épidermiques, assez plates, ont une membrane externe un peu épaissie; les stomates, non enfoncés, se trouvent des deux côtés, ainsi que quelques poils pluricellulaires cutinisés.

Le tissu palissadique est formé d'une seule assise de cellules assez petites, peu serrées; le reste du mésophylle est constitué par 3-5 assises de cellules arrondies ou irrégulières; c'est un tissu lacuneux ordinaire.

La structure de la feuille ne montre donc aucune particularité halophile ou xérophile et rappelle celle des espèces voisines, *I. hirta* L., par exemple, qui n'en diffère guère que par le développement assez grand des poils.

(1) La première assise est souvent claire et parfois collenchymateuse.

Diotis candidissima Desf.

Plante vivace des sables maritimes, couverte d'un tomentum épais.

Feuille (fig. 21). — La feuille, indépendamment de son tomentum, est assez épaisse, même un peu charnue ; la structure est isolatérale, serrée.

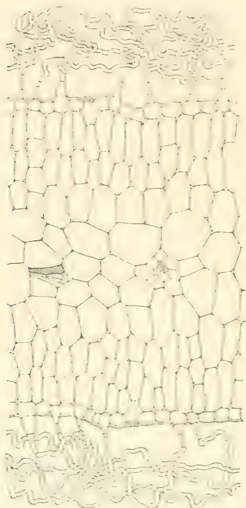


Fig. 21. — *Diotis candidissima.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

Les cellules épidermiques sont assez petites, isodiamétriques ou aplaties, à membrane externe mince; les poils, très nombreux, sont portés par 2-3 cellules à parois minces, la cellule basilaire souvent un peu dilatée ; le poil lui-même est très long, unicellulaire, à parois assez épaissies et cellulosiques. Les stomates se trouvent sur les deux faces et ne sont pas enfoncés ; ils sont même parfois un peu surélevés.

Sous chaque épiderme, se trouvent 2-3 assises de cellules palissadiques très chlorophylliennes, à méats nuls ou très petits ; ces cellules ne sont pas très grandes ; leur forme est variable, allongée ou courte ; une assise plus ou moins marquée de cellules plus larges et peu chlorophylliennes établit la transition avec le parenchyme central formé de 3-4 assises de cellules à peu près claires, de grande taille, polygonales, également à méats très petits et formant une sorte de tissu aquifère.

Les petites nervures, formées de quelques éléments seulement, sont entourées de cellules plus petites ; la principale et les nervures secondaires les plus importantes sont constituées de quelques files de vaisseaux de bois et portent en dessous du liber ou sur les côtés un ou deux canaux sécréteurs.

Tige. — L'épiderme présente les mêmes caractères que dans

la feuille. Le parenchyme cortical, assez épais, est formé de cellules polygonales ou arrondies, à petits méats ; les premières assises, plus petites, contiennent un peu de chlorophylle. Les faisceaux libéroligneux, de taille inégale, sont isolés ou réunis, à bois bien développé, et présentent des canaux sécréteurs en dehors du liber.

Matricaria maritima L.

Plante annuelle des sables maritimes, galets, rochers maritimes, très voisine de *M. inodora* L. et de sa var. *salina* DC., dont Warming [1897] a indiqué l'isolatéralité de la feuille.

Feuille (fig. 22). — Les divisions de la feuille sont charnues, plus épaisses que dans *M. inodora*, mais de même structure générale.

Les cellules épidermiques sont isodiamétriques, à membrane externe assez épaissie, à fine cuticule. Les stomates, assez peu nombreux, se trouvent sur toute la surface et ne sont pas enfoncés.

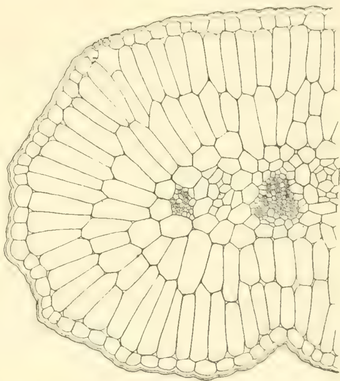


Fig. 22. — *Matricaria maritima.* — Coupe transversale de la moitié d'une division de la feuille. — Gr. 150.

Sous l'épiderme se trouvent 2 assises de cellules palissadiques allongées, à très petits méats (sauf cependant à la face inférieure sous la nervure médiane), formant ainsi un tissu chlorophyllien continu. Le centre de la feuille, dépourvu de chlorophylle, est constitué par des cellules polygonales, grandes ou petites, à méats très petits ou nuls. Dans cette région se trouvent 3 faisceaux, les latéraux petits, le médian plus gros comprenant 3-4 files de vaisseaux de bois et un amas libérien ; entre le faisceau principal et chaque faisceau latéral, se rencontre un canal sécréteur.

Cultivée dans l'intérieur, cette plante a des cellules palissadiques plus courtes ; la membrane externe des cellules épidermiques est parfois plus mince. Le *M. inodora* présente ces mêmes caractères par rapport au *M. maritima* ; la structure y est un peu moins serrée.

Les cotylédons sont assez épais et ont une structure bifaciale : les cellules épidermiques ont une membrane externe mince.

Tige. — La tige est striée, de forme pentagonale dans le haut, sans trace de carnosité. L'épiderme offre les mêmes caractères que dans la feuille. Les angles principaux présentent un peu de collenchyme ; le reste de l'écorce est formé de 6-10 assises de cellules arrondies, les externes chlorophylliennes. Les faisceaux sont de bonne heure noyés dans du sclérenchyme ; alternant avec eux, du côté externe, se trouvent des canaux sécréteurs. Le centre de la tige est généralement creux.

Dans *M. inodora*, la sclérification est moins intense et les faisceaux restent longtemps isolés.

Artemisia crithmifolia DC.

Plante vivace des sables maritimes de l'Ouest ; elle est très voisine d'*A. campestris* L., dont pour beaucoup d'auteurs elle n'est qu'une variété maritime.

Feuille (fig. 23). — La feuille est charnue par suite du développement du tissu palissadique et du tissu aquifère.

Les cellules épidermiques sont assez larges, sauf dans la région médiane ; elles ont une membrane externe très épaisse, à cuticule bien nette ; cet épaississement relativement considérable est rare dans les espèces charnues ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur toute la surface.

Le tissu palissadique se rencontre aussi bien à la face inférieure qu'à la face supérieure ; il fait cependant défaut à la face inférieure dans la région correspondant à la nervure principale, où il est remplacé par des cellules polygonales claires ; il est formé de 3-4 assises de cellules allongées mais pas très grosses, à méats très petits ou nuls, et a donc une épaisseur assez grande.

Le tissu central est un tissu aquifère sans chlorophylle, bien distinct du précédent et également assez épais ; les cellules qui le constituent sont grandes, polygonales, à méats très petits ou nuls.

La nervure principale est entourée de cellules plus petites, surtout du côté libérien ; le bois est formé de quelques files de

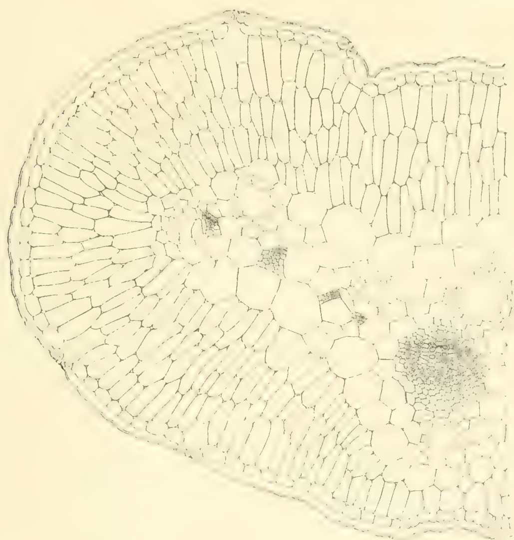


Fig. 23. — *Artemisia crithmifolia.* — Coupe transversale de la moitié d'une division de la feuille. — Gr. 150.

vaisseaux séparées par du parenchyme cellulosique ; les petites nervures sont très réduites. Les canaux sécréteurs sont nombreux et très grands ; il y en a généralement un sous la nervure principale, deux au-dessus, et un ou deux à chaque extrémité latérale de la région centrale.

La feuille d'*A. campestris*, quoique épaisse, n'est pas charnue ; les cellules épidermiques ont une membrane externe plus mince ; les stomates sont identiques. Le tissu palissadique, qui n'est interrompu à aucun endroit, est formé seulement de 2 assises de cellules un peu plus courtes d'ailleurs que dans

A. crithmifolia ; le tissu aquifère est également constitué par de grandes cellules, mais elles sont moins nombreuses.

Pétiole. — Le pétiole est également charnu ; le tissu chlorophyllien y est moins développé, à cellules plus courtes ; le tissu central a des cellules plus petites que dans les divisions de la feuille.

Dans *A. campestris*, le pétiole, non charnu, a une section triangulaire ; le tissu chlorophyllien n'est palissadique qu'à la face supérieure (2-3 assises de cellules courtes) ; l'angle inférieur est occupé par un peu de collenchyme.

Tige. — La tige, non charnue, a dans le haut une section pentagonale ; les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie ; les stomates, comme dans la feuille, ne sont pas enfoncés. Les angles sont occupés par un peu de collenchyme ; le reste de l'écorce est formé de cellules arrondies, les externes seules chlorophylliennes ; l'écorce est d'ailleurs peu épaisse. Les faisceaux (plus gros en face des angles) sont plus ou moins réunis et sont enchâssés dans un anneau de sclérenchyme résultant de la confluence des îlots extralibériens ; au voisinage de ce sclérenchyme et en dehors, se trouvent des canaux sécréteurs ; on en remarque en particulier cinq gros, correspondant aux cinq angles de la tige.

La tige d'*A. campestris* est à peu près identique ; les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu moins épaisse.

Artemisia maritima L., **A. gallica** Willd.

Plantes vivaces des endroits salés humides, principalement des marais salants.

Feuille. — La structure de la feuille est du même type que dans *A. crithmifolia* (1), mais avec quelques différences importantes, surtout dans l'épiderme.

Les segments de la feuille d'*A. gallica* (fig. 24), par exemple, sont épais, sans être aussi charnus que dans l'espèce précédemment étudiée.

(1) Ce type de structure est d'ailleurs réalisé chez d'autres espèces du genre, *A. camphorata* Vill., etc.

Les cellules épidermiques sont petites, isodiamétriques ; leur membrane externe est très peu épaissie, finement cutinisée ; les stomates se rencontrent partout et sont un peu enfoncés ; toute la feuille est recouverte d'un feutrage de poils très longs, à membranes minces, plus ou moins flétris, qui lui donnent un aspect blanchâtre caractéristique. Il est à remarquer que l'épiderme présente les caractères exactement inverses dans *A. crithmifolia*.

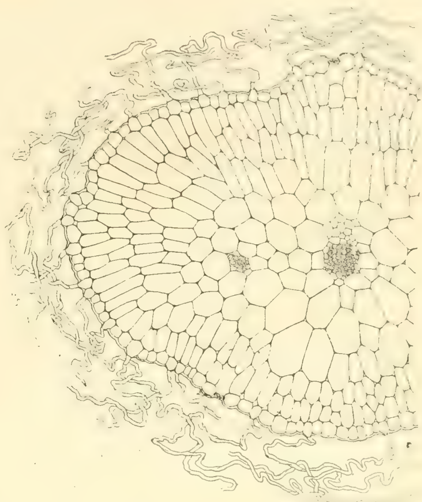


Fig. 24. — *Artemisia gallica*. — Coupe transversale de la moitié d'une division de la feuille. — Gr. 150.

Le tissu chlorophyllien se compose de 2-4 assises de cellules palissadiques plus ou moins allongées, à très petits méats ; il fait tout le tour de la feuille, mais dans la région médiane inférieure est beaucoup moins épais, les cellules étant très courtes.

Le tissu aquifère central est dépourvu de chlorophylle et constitué par d'assez grandes cellules polygonales à méats très petits. La nervure principale est assez petite et accompagnée d'un canal sécréteur du côté du bois ; les nervures latérales sont très réduites.

Dans *A. maritima*, la structure est la même à peu de chose près ; les segments de la feuille sont généralement plus larges et plus plats, les cellules palissadiques plus courtes.

Pétiole. — Le pétiole offre une section à peu près triangulaire ; les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaisse ; l'angle inférieur est renforcé par un peu de

collenchyme ; le tissu chlorophyllien, également interrompu dans la région médiane supérieure, est formé de 2-3 assises de cellules courtes ; le reste du parenchyme est occupé par d'assez grandes cellules claires. La nervure principale est grosse et accompagnée de 2 canaux sécréteurs latéraux ; le bois est bien développé ; un peu de sclérenchyme se trouve en dessous du liber et surtout en dessus du bois.

Tige. — L'épiderme a les mêmes caractères que dans la feuille, mais ses cellules ont une membrane externe plus épaisse et plus cutinisée. Le reste de la tige offre une structure analogue à celle d'*A. crithmifolia.*

Senecio Cineraria DC.

Plante des rochers maritimes et de l'intérieur, du reste souvent cultivée; ce n'est pas une halophile véritable, mais simplement une plante xérophile méditerranéenne.

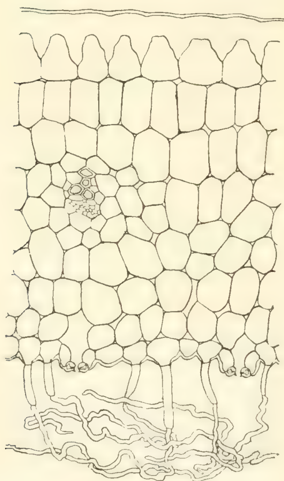


Fig. 25 — *Senecio Cineraria.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Feuille (fig. 25). — La feuille (voir Armari [1903]) est assez épaisse et couverte d'un tomentum blanc, disparaissant plus ou moins à la face supérieure.

L'épiderme supérieur, dépourvu de stomates et portant peu de poils (dans les feuilles adultes), est formé de grandes et hautes cellules à membrane externe extrêmement épaissie ; l'épaississement s'étend aussi à la partie supérieure des membranes latérales ; la cuticule est relativement assez mince.

Les cellules de l'épiderme inférieur sont beaucoup plus petites, basses, souvent bombées, à membrane externe très peu épaissie ; les poils sont nombreux et forment un feutrage serré ; les stomates, également nombreux,

sont surélevés par les cellules voisines au-dessus du niveau général de l'épiderme.

Tout le mésophylle est chlorophyllien et offre une structure assez serrée ; les 2 assises supérieures, palissadiques, sont formées de cellules courtes, rectangulaires, à très petits méats ; le reste est constitué par 4-5 assises de cellules assez régulièrement disposées, surtout les inférieures, à peu près isodiamétriques ou au moins très courtes, à méats un peu plus grands.

Les nervures sont entourées de cellules plus petites ; la principale est assez grosse ; à son niveau, la feuille est renflée inférieurement et les deux épidermes sont renforcés par un peu de collenchyme ; les nervures un peu importantes sont accompagnées d'un canal sécréteur sous le liber.

Pétiole. — Le pétiole, tomenteux comme la feuille, est plat en dessus et a une section pentagonale.

Les cellules épidermiques sont assez petites, isodiamétriques ; leur membrane externe est épaisse, mais beaucoup moins que dans l'épiderme supérieur du limbe ; les poils sont identiques ainsi que les stomates.

Les angles et la face supérieure sont occupés par du collenchyme ; dans les autres régions, les premières assises du parenchyme sont formées de petites cellules arrondies, chlorophylliennes.

Tige. — La tige, dans sa région moyenne, comporte un épiderme analogue à celui du pétiole, avec de nombreux poils et des stomates un peu surélevés. L'écorce, assez épaisse, est collenchymateuse dans sa région externe. L'anneau libéroligneux est entouré d'un cercle discontinu de fibres de sclérenchyme, et de canaux sécréteurs. Les faisceaux du bois, très développés, sont séparés par des rayons médullaires lignifiés ; la moelle est également lignifiée.

Senecio vulgaris L. var. **crassifolius** Rouy

La feuille est plus épaisse et un peu plus petite que dans le type ; la structure est à peu près la même.

Les cellules épidermiques sont assez grandes, inégales et ont

une membrane externe mince; les stomates, non enfoncés, sont plus nombreux à la face inférieure.

La structure du mésophylle reste bifaciale; les cellules palissadiques forment 3-4 assises et sont seulement un peu plus grosses et un peu plus larges que dans le type, de même que celles du tissu lacuneux qui sont plus serrées et plus arrondies; le nombre d'assises reste le même.

Centaurea sphærocephala L.

Plante vivace des sables maritimes et aussi des lieux arides de l'intérieur.

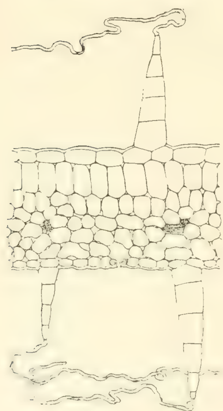


Fig. 26. — *Centaurea sphærocephala.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

La feuille (fig. 26), assez mince, est recouverte d'un tomentum aranéeux et a une structure bifaciale.

Les cellules épidermiques sont assez plates et ont une membrane externe peu épaissie; celles de la face inférieure sont plus petites; les stomates ne sont pas enfoncés; les poils sont constitués par une partie basilaire formée d'une file de cellules assez grosses et par une partie terminale plus ou moins flétrie, très longue.

Le tissu palissadique se compose de 1-2 assises de cellules oblongues, assez larges; le tissu lacuneux, également chlorophyllien, est formé de quelques assises de cellules de forme irrégulière. Heinricher [1885] a déjà signalé l'existence des trachéides aquifères.

Dans la région de la nervure principale, la feuille est renflée et le mésophylle est entièrement formé de cellules rondes avec collenchyme sous-épidermique des deux côtés.

Centaurea aspera L.

Cette plante, très fréquente dans les sables maritimes, les dunes, etc., se rencontre également dans l'intérieur.

Feuille. — La feuille, peu épaisse, a une structure à peu près isolatérale.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe peu épaissie ; les stomates, non enfoncés, se trouvent sur les deux faces; les poils, très peu nombreux, sont du même type que dans *C. sphærocephala*, mais plus courts, ne formant pas un tomentum ; leurs cellules basilaires (2-3) sont petites.

Sous chaque épiderme, se trouvent 2 assises de cellules palissadiques, petites, oblongues, courtes, serrées, à peine plus lâches à la face inférieure ; le centre est occupé par 3-4 assises de cellules ovales ou allongées parallèlement à l'épiderme. Les nervures sont peu développées.

Tige. — La tige est anguleuse. Les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaisse, à cuticule striée ; les poils sont comme dans la feuille; les stomates, non enfoncés, sont localisés dans l'intervalle des côtes.

Les angles sont occupés par du collenchyme ; dans les régions intermédiaires, se trouvent 3-4 assises de cellules palissadiques à peu près semblables, comme forme et comme taille, à celles de la feuille. Le reste de l'écorce est formé par des cellules polygonales.

Les faisceaux sont nombreux ; outre le cercle de faisceaux normaux, assez gros, réunis par du tissu sclérifié, il existe des faisceaux corticaux, les uns assez gros, correspondant aux côtes de la tige, les autres très petits et formés de quelques éléments ; les faisceaux normaux et les gros faisceaux corticaux présentent, en dehors du liber, un amas de sclérenchyme ainsi qu'un ou plusieurs canaux sécréteurs.

Les faisceaux corticaux et le tissu palissadique sont assez fréquents dans le genre *Centaurea* ; il y a d'ailleurs corrélation entre ces deux particularités, comme l'a montré Heinricher (1883).

Crepis bulbosa Tausch

Plante vivace, remarquable par ses tubercules arrondis ; elle se rencontre dans les sables maritimes et aussi dans l'intérieur ; dans la zone désertique de l'Afrique du Nord, elle est très répandue dans les oasis, le long des canaux d'irrigation. C'est

donc une halophile peu marquée; on verra plus loin, du reste, qu'au point de vue anatomique elle n'a aucun caractère halophile.

Feuille (fig. 27). — La feuille est mince, glabre, à structure bifaciale.

Les cellules épidermiques, un peu plus petites à la face inférieure, sont assez plates et ont une membrane externe mince ; les stomates, non enfoncés, sont plus nombreux à la face inférieure.

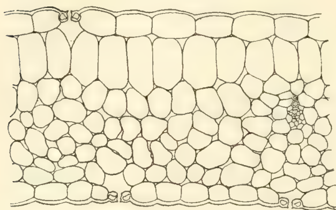


Fig. 27. — *Crepis bulbosa.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Le tissu palissadique se compose de 2 assises : la première formée de cellules régulières, oblongues, la deuxième, de cellules plus courtes, plus arrondies, inégales. Le tissu lacuneux est formé de 3-5 assises de cellules plus petites, arrondies ou ovoïdes, également chlorophylliennes.

Les nervures sont nombreuses et petites, à l'exception de la principale dont le bois est formé de quelques files de vaisseaux et accompagné extérieurement d'un peu de collenchyme, ainsi du reste que le liber ; à ce niveau, tout le mésophylle est constitué par des cellules polygonales; l'épiderme, renforcé par un peu de collenchyme, est formé de cellules petites, isodiamétriques, à membrane externe plus épaisse.

Tige. — La tige, creusée au centre par une vaste lacune, ne porte qu'une ou deux feuilles vers la base.

L'épiderme présente les mêmes caractères que dans la nervure principale de la feuille; il porte çà et là quelques poils massifs, capités, glanduleux.

L'écorce présente huit bandes longitudinales de collenchyme, séparées par du tissu chlorophyllien peu développé (2-3 assises de petites cellules rondes); le reste est formé par quelques assises de cellules arrondies, claires; l'écorce est en somme très mince.

Le cercle de faisceaux libéroligneux se compose de huit gros faisceaux correspondant aux bandes de collenchyme et d'un

certain nombre de faisceaux bien plus petits; les gros ont un bois assez développé et, en dehors du liber, un amas de cellules à parois épaisses, sclérifiées à la fin; la région interfasciculaire ne tarde pas à se lignifier en englobant les petits faisceaux.

Hieracium eriophorum Saint-Am.

Plante vivace des dunes et des bois de pins du Sud-Ouest de la France; c'est une simple forme particulièrement xérophile de *H. umbellatum* L.; cultivée dans l'intérieur, elle perd ses caractères et se rapproche beaucoup du type (Grenier et Godron [1848-1856], II, p. 388).

Les cellules épidermiques de la feuille ont une membrane externe un peu épaissie; les stomates ne sont pas enfoncés; les poils sont les uns massifs, assez gros, du type répandu dans le genre, les autres formés de quelques cellules basilaires en file et d'une partie terminale très longue formant un feutrage; le mésophylle, assez épais et bifacial, se compose de 2-3 assises de cellules palissadiques courtes et de 8-10 assises de cellules arrondies ou ovoïdes, assez serrées.

Dans *H. umbellatum*, la structure est un peu moins serrée et les assises sont bien moins nombreuses; l'épiderme est identique; les poils, moins nombreux, sont, les uns massifs, les autres étoilés, portés sur un pied pluricellulaire court et ne forment pas de feutrage.

Hyoseris radiata L. var.

Cette plante vivace de la région méditerranéenne se rencontre dans les rochers maritimes avec des feuilles particulièrement charnues.

Feuille (fig. 28). — Les lobes de la feuille sont plus ou moins épais, mais conservent la structure bifaciale du type; la carnosité est d'ailleurs variable dans une même station; certaines feuilles ont presque une épaisseur double des autres.

Les cellules épidermiques sont très grosses, surtout les supérieures; leur membrane externe est mince; les stomates, plus nombreux à la face inférieure, ne sont pas à proprement parler

enfoncés, mais placés dans une légère dépression à laquelle toutes les cellules épidermiques voisines prennent part.

Les cellules de la partie inférieure du mésophylle sont arrondies et chlorophylliennes; souvent elles ne sont guère plus grandes que dans le type, mais on y observe d'autres fois une augmentation de volume assez sensible.

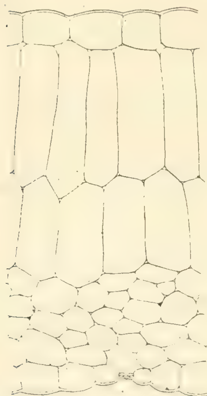
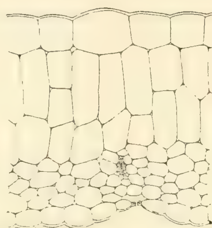



Fig. 28. — *Hyoseris radiata* var. — Coupe transversale de deux feuilles de pieds poussant côte à côte, montrant la variabilité de la carnosité. — Gr. 150.

La carnosité tient surtout aux cellules palissadiques (deux assises en général), qui sont serrées, beaucoup plus grosses que dans le type, et, dans certaines feuilles, très allongées; la différence d'épaisseur que je signalais plus haut tient à la taille plus ou moins grande de ces cellules palissadiques.

Les nervures se trouvent dans le parenchyme inférieur et sont petites.

J'ai figuré deux feuilles, l'une plus charnue que l'autre, pour montrer les différences assez grandes qu'on peut trouver dans une même station (1); les différences d'épaisseur entre plantes poussant sur le littoral et plantes cultivées dans l'intérieur sont bien souvent moins considérables, comme on a pu le voir à propos d'autres espèces.

Pétiole. — Le pétiole, aplati en dessus, est également très charnu.

Les cellules épidermiques, assez petites, ont une membrane externe sensiblement plus épaisse que dans le limbe. Les

(1) Les deux plantes poussaient côte à côte.

premières assises du parenchyme sont formées de cellules de taille moyenne, chlorophylliennes, constituant une mince zone assimilatrice interrompue par places par un peu de collenchyme sous-épidermique (aux angles et à la face inférieure). Le reste du parenchyme, c'est-à-dire la plus grande partie, est formé de cellules claires, arrondies ou ovoïdes, de très grande taille.

Tige. — La tige, scapiforme et creuse, ne présente aucune carnosité; l'écorce, peu épaisse, est formée de petites cellules arrondies, les externes un peu chlorophylliennes, et se termine par une assise de cellules régulières, plus grandes que les autres, à membranes latérales lignifiées.

Le liber est très développé, ainsi que le bois qui forme un anneau continu où l'on distingue cependant bien les faisceaux primitifs; la partie externe de la moelle est lignifiée.

Ambrosia maritima L.

Plante généralement annuelle des sables maritimes de la Méditerranée.

Feuille. — La feuille est mince, bifaciale, velue surtout à la face inférieure.

Les cellules épidermiques sont inégales, aplaties, à membrane externe peu épaissie ; les stomates, non enfoncés, se trouvent des deux côtés. Les poils, peu abondants à la face supérieure, sont de deux sortes : les uns tecteurs, assez longs, formés d'une file de 3-4 cellules, la basilaire élargie, les autres moins nombreux, sécréteurs, courts, formés de deux files de cellules basses, aplaties latéralement.

Le tissu palissadique est formé de 2 assises de cellules allongées, le tissu lacuneux de 4-6 assises de cellules également chlorophylliennes, à contours irréguliers, laissant entre elles des lacunes assez grandes.

Les petites nervures sont entourées d'une sorte de gaine de cellules arrondies. La principale est assez grosse et accompagnée sous le liber de 2 canaux sécréteurs; dans cette région, qui est renflée en dessous, le tissu palissadique et le tissu lacuneux s'arrêtent brusquement et sont remplacés par un parenchyme à

cellules rondes, assez grandes; les deux épidermes sont renforcés par un peu de collenchyme.

Les cotylédons sont glabres; l'épiderme a les caractères de celui de la feuille; la face supérieure est occupée par 4-5 assises de cellules oblongues, courtes, le reste par 8-10 assises de cellules arrondies.

Pétiole. — Le pétiole porte deux courtes ailes qui ont la structure du limbe. La partie médiane du pétiole se compose d'un épiderme à petites cellules, renforcé par plusieurs assises de collenchyme, et d'un parenchyme à cellules rondes, assez grandes; au-dessus de trois gros faisceaux normalement orientés, on remarque un certain nombre de petits faisceaux irrégulièrement disposés et diversement orientés; tous les faisceaux contiennent des canaux sécréteurs dans le liber; les trois gros ont de plus un ou deux canaux sécréteurs en dehors du liber qui est accompagné de collenchyme.

Tige. — Les cellules épidermiques ont une membrane externe plus épaisse que dans la feuille; les poils sont identiques, souvent plus courts. L'écorce comprend quelques assises de collenchyme, puis un parenchyme à cellules rondes, contenant de nombreux canaux sécréteurs. Les faisceaux restent longtemps isolés; la moelle contient assez profondément des canaux sécréteurs.

CAMPANULACÉES

Jasione montana L. var. **littoralis** Fr.

Plante pérennante des sables maritimes.

La feuille diffère peu de celle du type; elle est à peine plus épaisse.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu plus épaisse que dans le type, mais encore bien mince; les poils sont unicellulaires, courts, larges, aigus; les cellules de l'épiderme supérieur sont plus grandes que celles de l'épiderme inférieur, qui seul porte des stomates non enfoncés.

Le mésophylle se compose d'une assise de cellules palissadiques courtes, petites, peu serrées et de quelques assises de

cellules arrondies ou irrégulières, formant un tissu lacuneux; dans le type, ces diverses cellules sont un peu plus petites.

PRIMULACÉES

Glaux maritima L.

Plante vivace des lieux salés un peu humides du littoral et l'intérieur.

Elle a été étudiée par un grand nombre d'auteurs, en particulier Buchenau [1864] pour la morphologie et la germination, Kamienski [1878], Westermaier [1881], Warming [1897] qui donne une figure de l'anatomie de la feuille, Meyer [1899 *a*, *b*], Decrock [1901] et Brick [1888] qui donne une description complète de la tige (avec figure) et de la feuille.

Je renvoie donc aux travaux indiqués et rappelle simplement que la feuille, un peu charnue, est bifaciale, avec membrane externe des cellules épidermiques assez épaissie et stomates non enfoncés; la tige, également charnue, présente une écorce très épaisse, lacuneuse, à cellules assez grandes, et rappelle un peu, selon Meyer, la tige d'*Honckenya*; d'après cet auteur, l'anneau de sclérenchyme disparaît par la culture (1).

ASCLÉPIADÉES

Cynanchum acutum L.

Plante vivace, se rencontrant dans les sables maritimes, les dunes, mais fréquemment aussi dans l'intérieur.

Feuille (fig. 29). — La feuille est large, un peu épaisse et à peu près isolatérale.

Les cellules épidermiques, isodiamétriques, ont une membrane externe un peu épaissie et finement cutinisée. Les stomates, un peu plus abondants à la face inférieure, sont très légèrement ou pas du tout enfoncés.

(1) La famille des Gentianées est représentée sur le littoral par un grand nombre d'espèces et de variétés d'*Erythræa* ; n'ayant pu réunir un matériel suffisant, j'ai préféré les laisser entièrement de côté; on trouvera dans Warming [1897] quelques renseignements sur *E. littoralis* Fr., qui a de feuilles bifaciales.

Le mésophylle, entièrement chlorophyllien, se compose, à la face supérieure, de 2 assises de cellules palissadiques allongées, à méats nuls ou très petits; la face inférieure est occupée par 3-5 assises de cellules plus courtes, un peu plus larges et un peu moins étroitement unies; la partie centrale est formée de cellules arrondies ou ovoïdes.

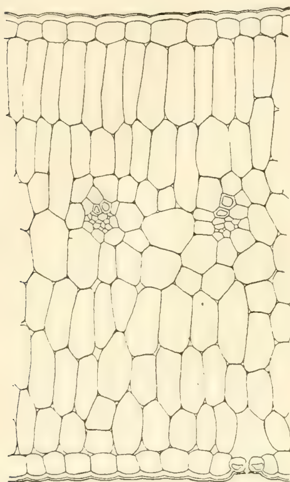


Fig. 29. — *Cynanchum acutum*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Les petites nervures se composent de quelques éléments; la principale, assez grosse, présente un peu de liber au-dessus du bois; à son niveau le tissu palissadique est interrompu; les nervures sont accompagnées de laticifères.

Pétiole. — Il présente une section arrondie avec un sillon à la face supérieure. L'épiderme a des cellules à membrane externe plus épaisse que dans la feuille et porte quelques poils courts, arqués, pluricellulaires. Les assises sous-épidermiques sont plus ou moins collenchymateuses. Les faisceaux, en arc, sont au nombre de 3, deux latéraux petits, analogues aux petites nervures de la feuille, et un gros médian, avec, outre le liber normal, du liber au-dessus du bois, et des laticifères.

Tige. — L'épiderme est analogue à celui du pétiole. L'écorce présente un hypoderme formé d'une assise de collenchyme, puis quelques assises de petites cellules chlorophylliennes et plusieurs assises de cellules claires polygonales. Au voisinage de l'anneau libéroligneux se trouvent des îlots de sclérenchyme. Il existe du liber normal et du liber interne; l'anneau de bois est particulièrement épais en quatre régions opposées, ce qui est assez fréquent dans la famille (voir à ce sujet Treiber [1891]); les laticifères se trouvent au voisinage du liber, ainsi que les cellules à oxalate de calcium.

CONVOLVULACÉES

Convolvulus Soldanella L.

Plante vivace du haut des plages, s'avançant du reste dans la zone externe des dunes.

La feuille a été étudiée par Giltay [1886], Warming [1897] et Beulaygue [1901]. Elle est assez charnue et présente une structure presque isolatérale.

Les cellules épidermiques sont assez grosses et ont une membrane externe très peu épaissie, à très mince cuticule finement plissée; les stomates sont à peine enfoncés; çà et là se rencontrent quelques poils glanduleux courts, portés sur un pied unicellulaire.

Le mésophylle est formé, à la partie supérieure, de 4-5 assises de cellules palissadiques serrées, et, à la face inférieure, de cellules de même forme, mais plus lâchement disposées; le centre est occupé par des cellules plus courtes, parfois presque arrondies, surtout autour des nervures; ces dernières présentent du liber interne et sont accompagnées de laticifères qui se rencontrent aussi dans le parenchyme.

La carnosité ne provient pas ici d'une hypertrophie des cellules, mais simplement du nombre des assises.

La structure est sensiblement moins isolatérale dans les feuilles des individus cultivés dans l'intérieur, où les cellules de la face inférieure sont presque arrondies, mais la carnosité persiste.

Les cotylédons sont très charnus et plus épais que les feuilles; l'épiderme y présente les mêmes caractères; le tissu palissadique est formé de 3-4 assises de cellules allongées assez grandes; le reste du mésophylle, c'est-à-dire la majeure partie, est constitué par des cellules arrondies ou oblongues, assez grosses, à méats bien développés. Ici la carnosité tient non seulement au nombre des assises, mais aussi à la taille des cellules.

Le pétiole et la tige présentent aussi une certaine carnosité tenant au grand développement du parenchyme incolore (1).

(1) Le *C. lineatus* L., qui se rencontre dans l'Ouest sur les falaises, n'est nullement propre à la zone littorale; c'est une xérophile méditerranéenne;

Cressa cretica L.

Plante vivace habitant des stations salées assez diverses et même les régions désertiques. Volkens [1887] a signalé la sécrétion de sels hygroscopiques par les poils glanduleux et indiqué quelques particularités.

La feuille est petite, peu épaissie et isolatérale. Les cellules épidermiques sont petites, bombées, et ont une membrane externe assez mince ; les stomates ne sont pas enfoncés ; outre les poils glanduleux, il existe des poils tecteurs en navette ; sur chaque face se trouvent 2-4 assises de petites cellules palissadiques serrées ; le centre est occupé par des cellules plus grandes, arrondies.

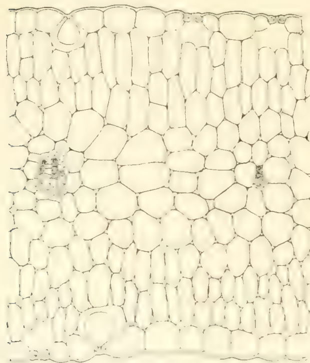


Fig. 30. — *Heliotropium curassavicum.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

BORRAGINÉES

Heliotropium curassavicum L.

Plante bisannuelle ou vivace, d'origine américaine, naturalisée dans les sables maritimes de la Méditerranée.

Feuille (fig. 30). — La feuille, étudiée par Warming [1897], est charnue et à peu près isolatérale.

Les cellules épidermiques sont grandes, isodiamétriques, à membrane externe peu épaissie (1), très peu cutinisée ; certaines, légèrement enfoncées, sont plus grosses et font saillie dans le mésophylle ; leur partie en contact avec l'extérieur est très réduite, d'où un

la feuille a d'ailleurs quelques caractères xérophiles ; elle est étroite et porte un revêtement de poils appliqués formés d'une petite cellule basilaire et d'une longue cellule terminale ; la structure du mésophylle est isolatérale, plus serrée que dans l'espèce précédente, avec deux assises palissadiques sur chaque face et quelques assises de cellules isodiamétriques au centre.

(1) Les exemplaires américains étudiés par Warming ont cependant une membrane épaisse.

aspect particulier ; elles contiennent un cystolithe attaché à la membrane externe par un fin pédicule. Les stomates, abondants sur les deux faces, ne sont pas enfoncés ; les poils font entièrement défaut.

Le tissu palissadique de la face supérieure est formé de 2-3 assises de cellules allongées, à méats très petits ou nuls ; celui de la face inférieure est formé de cellules un peu plus petites, à méats plus grands. Ces deux zones passent assez brusquement au parenchyme central, constitué par des cellules assez grandes, bien moins chlorophylliennes, arrondies ou allongées parallèlement à l'épiderme ; il y a donc là une ébauche de tissu aquifère.

Les nervures sont assez souvent entourées de cellules plus petites formant une gaine très peu distincte ; la principale, assez grosse, est formée de nombreuses files de vaisseaux de bois et d'un arc libérien : à ce niveau, le mésophylle est formé de cellules arrondies, sauf quelques cellules palissadiques à la face supérieure.

La distinction entre les zones palissadiques et la couche centrale est moins tranchée dans les jeunes feuilles ; c'est aussi le cas pour les feuilles des individus cultivés à l'intérieur, qui, à part cela, ont la même structure et conservent leur carnosité (1).

Les cotylédons sont charnus, mais ont une structure bifaciale. Les cellules épidermiques, assez plates, ont une membrane externe très mince ; les stomates et les cystolithes sont comme dans la feuille. A la face supérieure, se trouvent 3 assises de cellules très chlorophylliennes assez courtes ; le reste est formé d'une grande épaisseur de cellules arrondies, peu serrées, grandes et peu chlorophylliennes au centre, plus petites et plus riches en chlorophylle au voisinage de l'épiderme inférieur.

Tige. — La tige n'est pas charnue et se fait remarquer par le grand développement du bois, ce qui est assez peu fréquent chez les halophytes.

(1) La feuille d'*H. curassavicum* contraste tout à fait avec celle d'*H. europæum* L., qui se rencontre parfois aussi dans les sables maritimes, où il conserve du reste sa structure bifaciale à cellules de l'assise palissadique très allongées, ses stomates non enfoncés, sa cuticule mince et ses poils cystolithiques si particuliers.

L'épiderme a les mêmes caractères que dans la feuille ; ses cellules ont cependant une membrane externe plus épaisse et plus cutinisée.

L'écorce débute par 2-4 assises chlorophylliennes, formées de petites cellules oblongues, assez courtes et peu serrées, mais nettement allongées radialement ; les 2-3 assises qui suivent sont formées de cellules plus grandes, claires, légèrement épaissies aux angles et passant insensiblement aux cellules du parenchyme ordinaire.

Contre le liber se trouvent des fibres de sclérenchyme disposées en îlots plus ou moins développés (voir à ce sujet Jodin [1903] qui donne une figure) ; le bois forme un anneau continu très épais.

Echium maritimum Willd.

Plante bisannuelle ou vivace des sables maritimes, mais se rencontrant aussi dans l'intérieur.

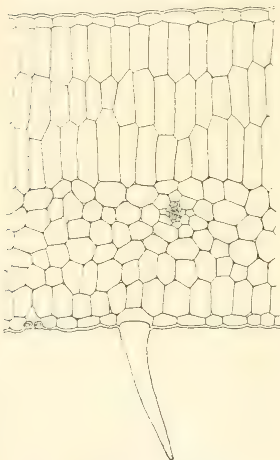


Fig. 31. — *Echium maritimum.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

La feuille (fig. 31) a une structure serrée, répandue d'ailleurs dans le genre. L'épiderme est formé de cellules assez plates à membrane externe mince ; les stomates ne sont pas enfoncés ; les poils sont fréquemment cystolithiques. Tout le mésophylle est chlorophyllien ; il est formé, à la partie supérieure, de 3 assises de cellules palissadiques, très régulières, puis de plusieurs assises de petites cellules arrondies, et, à la face inférieure, de 2 assises de cellules serrées, moitié moins allongées que les supérieures.

Ce type de structure est également réalisé dans *E. pyramidale* Lapeyr., qui, sans être halophile, se trouve parfois dans les rochers maritimes, et dans d'autres espèces du genre.

Omphalodes littoralis Lehm.

Plante annuelle, de petite taille, des sables maritimes de l'Ouest de la France.

La feuille (fig. 32) est peu épaisse et porte des poils épars, très peu nombreux. Les cellules épidermiques sont petites et ont une membrane externe peu épaissie ; les stomates, non enfoncés, se trouvent principalement à la face inférieure ; les cystolithes sont renfermés dans des cellules plus grandes, réunies en cercles autour d'une cellule centrale portant un poil verruqueux.

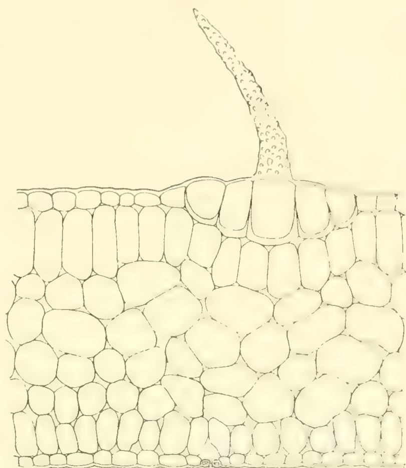


Fig. 32. — *Omphalodes littoralis*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

L'assise palissadique est formée de cellules oblongues assez régulières ; le centre est constitué par plusieurs assises (3-5) de cellules moins chlorophylliennes, assez grandes, arrondies ; sous l'épiderme inférieur, se trouve une assise de cellules oblongues, mais plus courtes, moins serrées et de forme plus irrégulière que les cellules de l'assise palissadique.

On voit que cette plante ne présente aucun caractère xérophile.

SCROFULARINÉES

Linaria arenaria DC.

Plante annuelle des sables maritimes de l'Ouest de la France ; elle se rencontre, du reste, aussi bien dans les champs sablon-

neux du bord de la mer que dans les dunes et les sables des plages.

Feuille (fig. 33). — La feuille, petite, est assez épaisse relativement à sa surface ; sa structure est presque isolatérale.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie, très finement cutinisée ; les stomates, un peu plus abondants à la face inférieure, ne sont pas enfoncés ; la feuille porte de nombreux poils glanduleux courts, formés d'une file de quelques cellules basses, terminée par une cellule un peu plus haute.

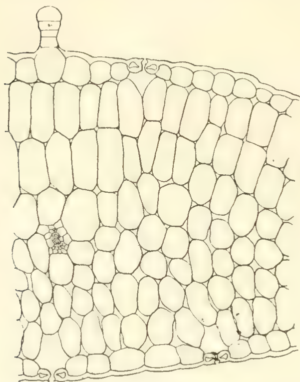


Fig. 33. — *Linaria arenaria*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Le mésophylle, entièrement chlorophyllien, est formé à la partie supérieure de 2-3 assises de cellules palissadiques pas très allongées, assez serrées ; les cellules de la région centrale sont courtes ; à la face inférieure, se trouvent 3-4 assises de cellules un peu plus petites et un peu moins serrées que les cellules de la face supérieure.

Les nervures sont formées de très peu d'éléments ; la principale, également assez petite, est entourée d'une gaine de cellules arrondies, claires.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur présentent la même structure.

Tige. — L'épiderme est formé de cellules à membrane externe et cuticule plus épaisses que dans la feuille ; l'écorce, peu épaisse, est formée de quelques assises de cellules, les externes chlorophylliennes ; en dehors du liber se trouvent des îlots assez peu développés de sclérenchyme ; l'anneau de bois est continu et assez épais, à vaisseaux de petit calibre ; le centre de la tige est creusé d'une lacune axiale.

Linaria thymifolia DC.

Plante annuelle des sables maritimes, dunes, etc., du Sud-Ouest de la France.

Les feuilles sont assez petites, glauques, très légèrement cireuses et un peu épaisses. Leur structure rappelle beaucoup celle de *L. arenaria*. Les cellules épidermiques, assez grandes, ont une membrane externe plus épaisse que dans l'espèce précédente, à cuticule plus forte ; de plus, les stomates sont assez enfoncés. Les poils font totalement défaut. La structure de la feuille est, en somme, plus xérophile.

La tige est également du même type que dans *L. arenaria* et en diffère, outre l'absence de poils, par la plus grande épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques et l'enfoncement des stomates.

Linaria pedunculata Spr.

Plante annuelle des sables maritimes de l'Espagne et de l'Algérie.

La feuille, un peu épaisse, offre une structure à peu près bifaciale. Les cellules épidermiques ont une membrane externe épaisse à cuticule plus forte que dans *L. thymifolia*, mais les stomates ne sont pas enfoncés ; ils sont plus abondants à la face inférieure. La partie supérieure du mésophylle est formée de cellules palissadiques allongées, à petits méats ; le reste est constitué par des cellules oblongues ou arrondies, à méats plus grands.

Le parenchyme cortical de la tige est relativement plus épais que dans les espèces précédentes (1).

(1) Le *L. supina* Desf., plante psammophile de l'intérieur, se rencontre souvent dans les sables maritimes (var. *maritima* Duby ; *L. maritima* DC.) où il a des feuilles plus rapprochées, plus épaisses ; je n'ai pas étudié cette variété, mais il est à remarquer que le type a déjà des feuilles plus ou moins épaisses, à structure à peu près isolatérale ; les stomates ne sont pas enfoncés, mais les cellules épidermiques ont une membrane externe relativement épaisse (bien plus que dans *L. arenaria* par exemple), à cuticule très fine.

Le *L. striata* DC., qui se rencontre parfois dans les galets maritimes, y conserve ses feuilles peu épaisses, sa structure bifaciale et ses cellules épidermiques à membrane externe mince ; il est alors plus ou moins couché.

LABIÉES

Stachys maritima L.

Plante vivace des sables maritimes et des rochers de la Méditerranée.

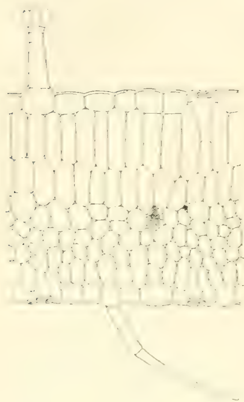


Fig. 34. — *Stachys maritima*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

La feuille (fig. 34) a des cellules épidermiques à membrane externe mince ; les stomates, plus abondants à la face inférieure, ne sont pas enfoncés. Les poils, les uns tecteurs, les autres glanduleux, sont d'un type fréquent dans la famille. Le tissu palissadique est formé de deux assises de cellules; le reste du mésophylle se compose de cellules arrondies ou un peu allongées perpendiculairement à la surface. Il n'y a, en somme, aucun caractère particulièrement xérophile et la feuille rappelle, avec quelques différences de détail, celle des espèces voisines, *S. recta* L., par exemple (1).

VERBÉNACÉES

Lippia repens Spr.

Plante vivace des lieux sablonneux humides du littoral.

La feuille a été étudiée et figurée par Warming (1897), qui en a donné les particularités intéressantes : la distinction entre les divers tissus m'a paru moins nette que dans la figure de Warming. Je rappelle simplement que l'épiderme est formé de cellules à membrane externe mince et porte des stomates non enfoncés ainsi que des poils cutinisés en navette et des glandes.

(1) Le *Galeopsis angustifolia* Ehrh. var. *canescens* Reichb. des sables du littoral et de l'intérieur ne diffère guère du type que par sa pilosité plus abondante.

Le parenchyme de la moitié supérieure est formé, comme l'a indiqué Warming, de régions chlorophylliennes (plusieurs assises de petites cellules étroites), alternant avec des régions à peu près sans chlorophylle constituant un tissu aquifère très particulier à cellules beaucoup plus grosses et plus longues (1-2 assises) ; la partie centrale est occupée par des cellules claires, arrondies, la partie inférieure par 1-2 assises de cellules oblongues, perpendiculaires à l'épiderme, peu serrées et de taille inégale.

La nervure principale est accompagnée d'un peu de sclérenchyme en dessous du liber ; à son niveau, tout le mésophylle est formé de cellules arrondies et les deux épidermes sont renforcés par un peu de collenchyme.

La tige présente un épiderme formé de cellules à membrane externe mince ; l'écorce est constituée par un peu de collenchyme sous-épidermique, puis par une assez grande épaisseur de parenchyme ; l'anneau conducteur continu présente un peu de sclérenchyme en dehors du liber.

PLANTAGINÉES

Plantago crassifolia Forsk.

Le genre *Plantago* comprend plusieurs espèces plus ou moins halophiles ; il est à remarquer qu'il contient aussi un grand nombre de xérophytes et même de plantes désertiques.

Le *P. crassifolia* est une plante vivace des marais salés de la Méditerranée, à feuilles très charnues, un peu aplaties en dessus.

Feuille (fig. 35). — La feuille (voir Warming (1897)) est isolatérale, ce qui est du reste très fréquent dans le genre. La carnosité, un peu variable, est toujours très prononcée.

Les cellules épidermiques, peu bombées, sont assez grandes et ont une membrane externe moyennement épaissie mais peu fortement cutinisée. Les stomates se trouvent sur les deux faces et ne sont pas enfoncés.

Le mésophylle est entièrement chlorophyllien, surtout dans les parties externes ; le tissu palissadique est très développé

sur les deux faces, sauf cependant sous la nervure médiane ; l'assise sous-épidermique est généralement assez courte ; les autres (3-4) sont formées de cellules grandes et surtout très allongées, à petits méats ; la région centrale, moins chlorophyllienne, est constituée par des cellules plus courtes et plus larges ; elle est très réduite dans les parties latérales (1-2 assises), plus développée au contraire dans la région médiane et surtout sous la nervure principale ; la distinction entre les deux zones du mésophylle est d'ailleurs peu tranchée. L'épiderme est renforcé de quelques cellules de collenchyme aux bords de la feuille et à la face inférieure dans la région médiane.



Fig. 35. — *Plantago crassifolia.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 110.

Les nervures sont entourées d'une gaine régulière de cellules arrondies, petites, sans chlorophylle ; la principale, assez grosse, est renforcée à l'intérieur de sa gaine par deux îlots de collenchyme.

Les feuilles des exemplaires cultivés sont plus petites, mais également charnues ; les cellules palissadiques sont encore grandes, mais sensiblement plus courtes (1).

Les cotylédons, charnus, sont formés d'un mésophylle à cellules courtes, peu serrées, celles de la face supérieure ovoïdes ; les cellules épidermiques ont une membrane externe mince.

La hampe présente un parenchyme cortical plus épais que

(1) Comme sur le littoral, du reste, la section de la feuille, la taille des cellules, l'importance relative du tissu palissadique, etc..., sont variables de la base au sommet de la feuille.

dans les autres espèces et formé, du reste, de petites cellules arrondies.

Plantago maritima L., **P. Coronopus** L. var., **P. macrorhiza** Poir.

Le *P. maritima* L. est une plante vivace des marais salés, très voisine de la précédente, mais plus septentrionale et à feuilles moins charnues, courbées en gouttière. Il se rencontre aussi dans l'intérieur, dans les lieux salés (1).

La structure de la feuille a été étudiée par un grand nombre d'auteurs, notamment par Areschoug [1878], Gillay [1886], Warming [1890 (avec figure), 1897], Grevillius [1897] (avec figure) et Pilger [1898]. Ces divers auteurs ont montré que cette structure est assez variable : tantôt le mésophylle est formé de cellules arrondies (2), les externes seules un peu allongées, tantôt presque tout est constitué par de grandes cellules palissadiques allongées (voir la figure de Warming). D'après Pilger, les plantes des endroits peu salés ont des feuilles assez minces, à cuticule peu épaisse, sans distinction bien nette entre le tissu palissadique et le tissu central ; celles des endroits plus salés ont des feuilles plus épaisses, à cuticule plus forte, et présentent de chaque côté 1-2 rangs de cellules palissadiques, avec au centre un tissu à grosses cellules. Des différences analogues se retrouvent dans la forme de la feuille, sans qu'il soit possible de déterminer ce qui revient à la salure, ainsi qu'il découle des cultures d'Hoffmann [1877] (3).

En résumé, la structure rappelle assez celle de *P. crassifolia*, mais avec une carnosité moins intense ; les cellules épidermiques ont une membrane externe plus ou moins épaissie, à cuticule bien nette ; les stomates ne sont pas enfoncés. Le mésophylle se compose d'une partie centrale à cellules courtes et d'un tissu palissadique situé sur les deux faces et formé de cellules plus ou moins allongées, surtout dans les formes typiques des marais fortement salés. La disposition des nervures, celle du

(1) Et même, d'après Hoffmann [1877], dans des endroits non salés. Focke [1875] l'a aisément cultivé sans sel.

(2) C'est le cas pour la plante figurée par Harshberger [1909].

(3) Les exemplaires cultivés présentent des variations sensibles suivant la région de la feuille, comme c'est le cas pour l'espèce précédente.

collenchyme et la structure des cotylédons sont à peu près identiques à ce qu'on voit dans *P. crassifolia.*

Le *P. Coronopus* est une plante annuelle ou bisannuelle, très polymorphe déjà dans l'intérieur et se rencontrant sur le littoral (sables maritimes, rochers, marais salés, etc...) avec des modifications variables ; l'épaisseur de la feuille est souvent augmentée, parfois jusqu'à la carnosité ; les dents persistent ou disparaissent ; la feuille est large ou étroite, presque glabre ou au contraire plus velue que d'ordinaire ; ces divers caractères s'associent entre eux et sont plus ou moins fortement marqués (1). Dans le type, le mésophylle est à peu près isolatéral ; les cellules palissadiques sont assez courtes, surtout celles, moins serrées, de la face inférieure ; le centre est formé de cellules arrondies. Dans les variétés littorales les plus charnues, tout le mésophylle est palissadique et très serré ; il est alors formé de 7-8 assises de cellules, parmi lesquelles les cellules sous-épidermiques sont relativement courtes, ainsi que celles du centre (qui sont, de plus, un peu plus larges) ; les assises intermédiaires sont formées de cellules très allongées ; ce cas extrême est d'ailleurs rarement réalisé ; on observe généralement une disposition intermédiaire avec au centre quelques assises de cellules arrondies. La cuticule présente aussi des variations d'épaisseur, mais les stomates ne sont jamais enfoncés. Les nervures ont la même structure que dans les espèces précédentes.

Le *P. macrorhiza* est une plante vivace des rochers maritimes, à feuilles épaisses. Il a été étudié par Pilger [1898] qui en a signalé la structure isolatérale, à 2-3 assises palissadiques et tissu central formé de cellules polygonales à petits méats ; les cellules épidermiques ont une membrane externe épaisse, les stomates ne sont pas enfoncés ; les nervures ont les mêmes caractères que dans les espèces précédentes.

Plantago subulata L.

Plante vivace des rochers maritimes ; cette espèce, par son habitat et par ses caractères, est en réalité simplement une

(1) Comme l'a fait remarquer Battandier [1887], il existe aussi des formes charnues de cette plante dans les montagnes (en Algérie, *P. rosulata* Batt. et Tr.).

plante xérophile ; si elle se rencontre dans les rochers tout près de l'eau salée, avec *Crithmum maritimum* L. par exemple, elle se trouve aussi sur le haut des falaises avec les plantes continentales et même plus ou moins loin dans l'intérieur des terres ; j'ajoute qu'elle est représentée dans les hautes montagnes de Corse par une forme, *P. insularis* Nym. (*P. subulata* var. *insularis* Gr. et G.).

La plante forme des touffes denses ; les feuilles sont coriaces, linéaires, planes sauf au sommet qui est triquètre et piquant ; elles ont une structure isolatérale (1), avec assez grand développement du sclérenchyme, rappelant un peu le type de structure des *Dianthus* par exemple (2).

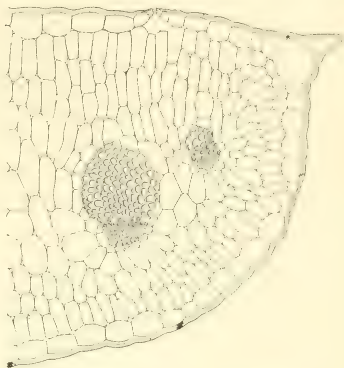


Fig. 36. — *Plantago subulata*. — Coupe transversale du bord de la feuille. — Gr. 150.

Les cellules épidermiques (fig. 36), assez plates, ont une membrane externe épaisse (surtout dans les formes à feuilles courtes et petites), à cuticule bien nette ; les stomates, situés sur les deux faces, ne sont pas enfoncés ; les poils sont rares et très courts (2-3 cellules).

Le tissu palissadique est bien développé et formé de 3-4 assises de cellules assez petites, serrées, un peu plus courtes à la face inférieure ; la région centrale, qui contient moins de chlorophylle, est assez réduite et constituée par quelques assises de cellules plus larges, arrondies ou ovoïdes ; le tissu palissadique fait défaut à la face inférieure sous la nervure médiane, où l'épiderme est renforcé d'un peu de collenchyme.

La nervure principale, assez grosse, est formée d'un arc libé-

(1) La structure isolatérale est, d'après Vesque [1885], la règle chez les *Plantago* à feuilles aciculaires.

(2) Le *P. carinata* Schrad. présente sur les coteaux maritimes des îles de l'Ouest de la France une variété à feuilles courtes (var. *littoralis* Rouy), signalée par Lloyd [1898], qui a assez l'aspect de *P. subulata*.

rien et de plusieurs files de vaisseaux de bois ; elle est entièrement entourée de sclérenchyme, développé surtout en deux masses, une au-dessus du bois, une au-dessous du liber ; les cellules ont d'ailleurs des membranes assez peu épaissies relativement ; en dehors du sclérenchyme se trouve une gaine assez confuse de cellules arrondies ; à chaque extrémité de la feuille, l'avant-dernier faisceau est aussi assez gros ; le sclérenchyme y forme simplement deux amas, l'inférieur très petit, le supérieur très gros, beaucoup plus volumineux que le faisceau ; les petites nervures ont peu ou pas de sclérenchyme ; elles sont également entourées d'une gaine confuse et fréquemment interrompue de cellules arrondies. Le sclérenchyme est plus développé dans les individus à petites feuilles courtes.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur ont la même structure.

Les cotylédons sont épais, plats en dessus ; les cellules épidermiques (plus petites à la face inférieure) ont une membrane externe très peu épaissie ; le mésophylle est bifacial et comprend plusieurs assises de cellules palissadiques plus grosses que dans la feuille et une assez forte épaisseur de cellules arrondies, grandes au centre, plus petites à la face inférieure ; les cellules sont entourées d'une gaine souvent peu nette de cellules plus petites et sont toutes dépourvues de sclérenchyme (1).

PLOMBAGINÉES

Cette famille est particulièrement riche en espèces halophiles, généralement vivaces, ainsi du reste qu'en formes désertiques. On sait que ces plantes présentent des glandes épidermiques spéciales (organes de Licopoli), très abondantes surtout dans les espèces désertiques, et qui joueraient un rôle dans la ré-

(1) Le *P. arenaria* W. et K., plante annuelle psammophile, se rencontre souvent dans les sables maritimes, sans modification du reste ; la feuille est mince, à peu près isolatérale, les cellules palissadiques étant cependant un peu moins serrées à la face inférieure ; la partie centrale est formée de cellules arrondies ; les nervures, au moins les principales, sont accompagnées de sclérenchyme. Les cellules épidermiques, bombées, ont une membrane externe mince ; les stomates ne sont pas enfoncés ; la plante est couverte de poils cutinisés, pluricellulaires, souvent glanduleux.

gularisation de la transpiration ; comme l'ont montré de Bary [1877], Volkens [1884 *a*], Woronine [1885] et Vuillemin [1887], ces organes sont formés de huit cellules et non quatre comme le croyaient Licopoli [1866, 1878] et Maury [1886] ; le fonctionnement de ces glandes a été étudié plus récemment par Schtscherback [1910].

Limoniastrum Guyonianum Coss. et Dur.

Le genre *Limoniastrum* est justement un de ceux où les organes de Licopoli sont très développés, de sorte que les feuilles sont couvertes d'un grand nombre de petits tubercules blanchâtres de calcaire ; la structure de la feuille a été étudiée par Woronine, Maury et Warming [1897], dans l'espèce des côtes de la Méditerranée, *L. monopetalum* Boiss.

Le *L. Guyonianum* est une plante saharienne qui se rencontre en grande abondance dans les terrains salés des sebkhas et des chotts.

Feuille (fig. 37). — Les feuilles, étroites et épaisses, ont une section ovoïde, parfois même presque circulaire.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe très épaissie, à forte cuticule ; les stomates, disséminés sur toute la surface, sont profondément enfoncés, ainsi du reste que les organes de Licopoli.

Le tissu palissadique forme une couche épaisse, continue, de 3-5 assises de cellules allongées à méats nuls ou très petits, passant insensiblement au parenchyme central à peu près sans chlorophylle, constitué par des cellules arrondies ou polygonales, assez grosses, à petits méats ; tout le mésophylle contient de nombreux sclérites, très gros, très rameux, à membrane épaisse et ponctuée ; quelques-uns se rencontrent dans le parenchyme central et sont allongés suivant l'axe de la feuille ; les autres, bien plus abondants, se trouvent à la limite des deux parenchymes et sont souvent allongés perpendiculairement à la surface, s'étendant même presque jusqu'à l'épiderme.

La nervure principale, assez grosse, est entourée de cellules à membranes peu épaissies, mais lignifiées ; les petites nervures, très nombreuses, se trouvent, soit dans le parenchyme central,

soit au voisinage du tissu palissadique ; les extrémités sont dilatées en trachéides aquifères.

Tige. — La tige, sectionnée dans le haut, montre une structure qui rappelle beaucoup celle du scape des *Statice*.

Les cellules épidermiques, assez petites, se font remarquer par leur membrane externe et leur cuticule encore plus épaisses

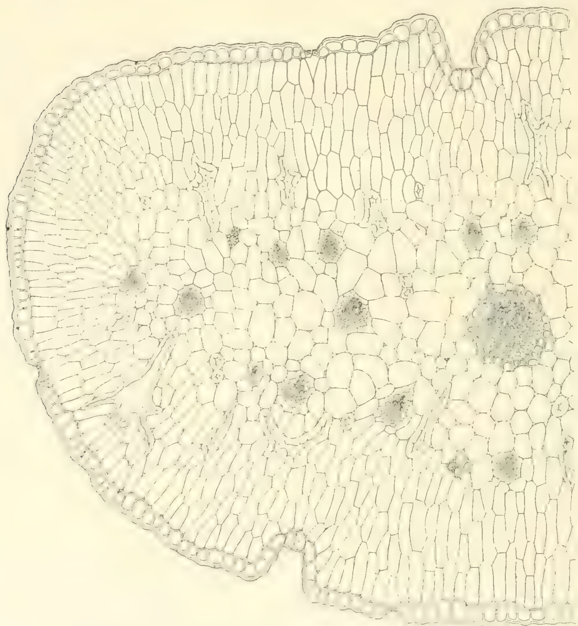


Fig. 37. — *Limoniastrum Guyonianum*. — Coupe transversale d'une moitié de la feuille. — Gr. 110.

que dans la feuille ; les stomates et les organes de Licopoli sont enfoncés.

L'écorce se compose de 2-3 assises de cellules palissadiques allongées, puis de quelques assises de cellules polygonales ; cette dernière zone contient un grand nombre de petits faisceaux, dont les plus internes, ainsi que les gros faisceaux du cercle normal, sont plus ou moins englobés dans un anneau scléreux.

Les sclérites sont moins nombreux et moins rameux que dans la feuille ; ils sont dirigés suivant l'axe de la tige ; on les rencontre dans l'écorce, où leurs membranes sont peu épaisses, et dans la moelle.

Comme on peut voir en comparant avec les descriptions et les figures des auteurs, les caractères xérophiles sont plus prononcés ici que dans *L. monopetalum*.

Statice bellidifolia Gouan

Le genre *Statice*, éminemment halophile (1), comprend des espèces vivant dans les marais salés, les rochers maritimes et les déserts.

Les feuilles, situées généralement toutes à la base, ont une structure intermédiaire entre la structure isolatérale et la structure bifaciale, et, suivant les espèces, se rapprochant plus de l'une ou de l'autre. Les scapes ont une structure uniforme et sont remarquables par le développement du tissu palissadique (2), en rapport avec la réduction relative du système foliaire.

Je décrirai simplement quelques types principaux et renverrai pour plus de détails au travail de Maury [1886].

Le *S. bellidifolia* est une plante des terrains salés un peu sablonneux de la Méditerranée, remarquable par l'abondance des rameaux stériles de son scape.

Feuille. — Les cellules épidermiques ont une membrane externe un peu épaissie, à fine cuticule ; les stomates ne sont pas enfoncés.

La face supérieure est occupée par 2-3 assises de cellules palissadiques serrées, très allongées relativement ; la face inférieure montre des cellules plus courtes, de forme moins régulière et beaucoup moins serrées ; le centre est formé de cellules arrondies ou ovoïdes ; tout le mésophylle est chlorophyllien.

Les nervures sont petites ; la principale et les secondaires un peu importantes sont seules accompagnées de sclérenchyme, et encore en petite quantité. Les sclérites font à peu près défaut ;

(1) Les *Statice* se cultivent cependant d'ordinaire assez aisément en sol dépourvu de sel.

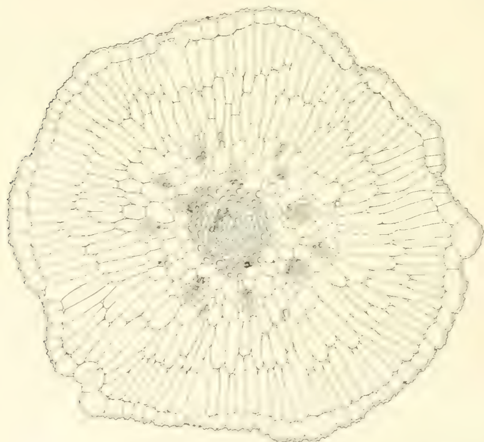
(2) Avec développement corrélatif des faisceaux corticaux.

on en rencontre cependant parfois quelques-uns vers la base de la feuille ; les trachéides aquifères se font remarquer par leur faible développement.

Par la culture, la feuille offre peu de modifications ; les cellules palissadiques sont un peu plus larges, et l'ensemble du mésophylle, un peu moins serré.

Les cotylédons ont une structure nettement bifaciale ; la face supérieure comprend 2-3 assises de cellules palissadiques serrées, larges et assez courtes ; le reste est formé de plusieurs assises de cellules arrondies. Les cellules épidermiques ont une membrane externe mince ; elle sont plus petites à la face inférieure ; les stomates et les organes de Licopoli sont comme dans la feuille.

Scape (fig. 38). — La section d'une des fines ramifications



g. 38. — *Statice bellidifolia.* — Coupe transversale d'une fine ramification stérile du scape. — Gr. 180.

stériles du scape, vers l'extrémité, est à peu près circulaire.

Les cellules épidermiques, parmi lesquelles quelques-unes sont plus grosses que les autres, ont une membrane externe plus épaisse que dans la feuille, à cuticule assez forte et plissée ; les stomates ne sont pas enfoncés ou le sont à peine.

Le tissu assimilateur se compose de 2 assises de cellules pa-

lissadiques longues et serrées; plus profondément, se trouvent plusieurs assises de cellules courtes, larges, polygonales, peu ou pas chlorophylliennes; cette zone contient de nombreux petits faisceaux corticaux et quelques fibres à parois peu épaisses, isolées ou par petits groupes.

L'anneau de sclérenchyme est formé de 1-3 assises de cellules à parois d'épaisseur variable; le centre du rameau est occupé par un faisceau libéroligneux unique.

Dans les ramifications plus grosses du scape, l'anneau de sclérenchyme est plus épais et les faisceaux principaux, plus ou moins nombreux, forment un cercle ; les tissus externes sont souvent détruits sauf en certaines places, ce qui produit extérieurement un aspect tuberculeux.

Les exemplaires cultivés offrent une structure identique. Cette structure est d'ailleurs réalisée dans la plupart des espèces que j'ai étudiées, avec seulement des modifications de détail.

Le *S. virgata* Willd. des rochers maritimes de la Méditerranée présente des caractères analogues; les cellules palissadiques de la feuille sont un peu moins allongées et le sclérenchyme qui accompagne les nervures est plus développé.

Statice Limonium L.

Plante des marais salés, à feuilles relativement grandes par rapport aux autres espèces.

Les cellules épidermiques de la feuille ont une membrane externe épaisse, à cuticule assez forte ; les stomates ne sont pas enfoncés.

Le mésophylle est plus isolatéral que dans le cas précédent; les faisceaux sont accompagnés de sclérenchyme à parois souvent très épaisses. Dans la nervure principale et dans le pétiole, il existe un certain nombre de faisceaux de tailles diverses et disposés sans ordre ; dans les plus gros, le liber est disposé en V ou même en cercle autour du bois; le faisceau est, de plus, entouré par un anneau de sclérenchyme ; on remarque quelques fibres isolées dans le parenchyme du pétiole, dont les premières couches sont formées de cellules arrondies, un peu chlorophylliennes.

Dans le scape, les cellules épidermiques ont une membrane externe et une cuticule très épaisses; les cellules palissadiques sont courtes, ce qui est en rapport avec le grand développement des feuilles. Les scapes sont gros et remarquables par la très grande épaisseur du sclérenchyme qui englobe plusieurs cercles de faisceaux (voir à ce sujet Maury [1886] qui en donne un schéma).

Le *S. variflora* Drej. (voir Warming [1897]) présente des feuilles du même type.

Statice Dodartii Gir.

Cette espèce se rencontre à la fois sur les rochers et falaises maritimes et dans les marais salés.

Feuille (fig. 39). — Les cellules épidermiques ont une mem-

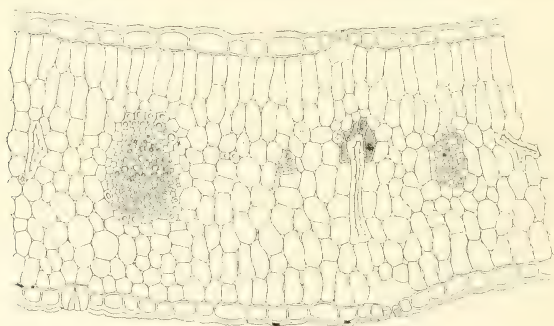


Fig. 39. — *Statice Dodartii.* — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 150.

brane externe épaisse, à cuticule assez forte, striée; les stomates ne sont pas enfoncés.

Le tissu de la face supérieure est formé de 2 assises de cellules palissadiques allongées, serrées; celui de la face inférieure est formé de cellules plus courtes et moins serrées (polygonales sous la nervure médiane). Le centre est occupé par des cellules arrondies, un peu moins chlorophylliennes.

Les nervures sont accompagnées de sclérenchyme, au moins les principales; il existe aussi de très nombreux sclérites, par-

fois branchus, isolés ou par paquets, à membrane souvent très épaisse ; en contact avec eux ou avec les fines nervures, se trouvent des trachéides aquifères remarquables par leur développement et leur nombre.

A ce type appartiennent, avec quelques différences de détail (épaisseur de la cuticule, abondance des sclérites, etc.), les espèces suivantes : *S. occidentalis* Lloyd, *S. duriuscula* Gir., *S. Girardiana* Guss., *S. delicatula* Gir., *S. confusa* Gr. et G., *S. oxylepis* Boiss., *S. ovalifolia* Poir., des terres salées, rochers ou sables maritimes.

Le *S. pubescens* DC. des rochers maritimes est couvert de poils cutinisés unicellulaires; la feuille présente une structure plus bifaciale que dans les autres espèces.

Statice diffusa Pourr.

Cette espèce appartient à un groupe à feuilles réduites et caduques; les rameaux du scape présentent les caractères habituels, sans exagération particulière du développement du tissu palissadique ; les cellules épidermiques ont une membrane externe épaisse, ainsi que dans *S. ferulacea* L.

Le *S. pruinosa* L., plante désertique habitant souvent les endroits salés, est recouverte de granulations calcaires, hygroscopiques d'après Volkens [1887], qui donne une figure de la structure du scape ; il est à remarquer que les stomates sont enfoncés et que la membrane externe des cellules épidermiques, entièrement cutinisée, est très épaisse et très bombée.

Armeria ruscinonensis Gir.

Plante des rochers maritimes, spéciale aux Pyrénées-Orientales et à la Catalogne.

Feuille (fig. 40). — Les cellules épidermiques, assez irrégulières, ont une membrane externe épaissie à cuticule bien nette, surtout à la marge ; les stomates, répandus sur les deux faces, ne sont pas enfoncés; les organes de Licopoli sont peu nombreux.

Le mésophylle, entièrement chlorophyllien, offre une disposi-

tion intermédiaire entre la structure isolatérale et la structure bifaciale; la partie supérieure est formée de 2 assises de cellules palissadiques serrées, à petits méats, la partie inférieure, de 2 assises de cellules également, mais plus courtes, moins régulières, à méats plus grands; cette zone est formée d'éléments arrondis dans la région correspondant à la nervure

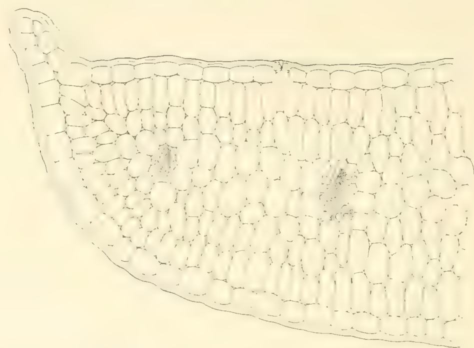


Fig. 40. — *Armeria ruscinonensis.* — Coupe transversale du bord de la feuille. — Gr. 180.

médiane; le centre de la feuille est constitué par 3-5 assises de cellules plus larges, arrondies ou ovoïdes, moins chlorophylliennes.

Les nervures, au moins les plus grosses, sont accompagnées de sclérenchyme, qui forme souvent un cercle continu autour de la nervure principale (1).

Armeria maritima Willd.

Cette espèce se rencontre sur les rochers maritimes, dans les lieux humides salés et sur les vases salées; elle varie beaucoup comme taille et présente une variété pubescente.

Feuille (fig. 41). — Les feuilles, étroites et planes, sont assez épaisses et ont une structure bifaciale.

Les cellules épidermiques, plus petites à la face inférieure,

(1) Le tissu cortical du scape est formé d'éléments arrondis, comme du reste dans l'espèce suivante.

ont une membrane externe assez épaisse, à cuticule nette; les stomates ne sont pas enfoncés; les organes de Licopoli sont peu nombreux; les poils, unicellulaires, sont cutinisés.

Le tissu palissadique est formé de 2-3 assises de cellules allongées, serrées, plus courtes dans la région située au-dessus de la nervure médiane; le tissu lacuneux, très épais, occupe toute la zone centrale et la face inférieure; il est constitué par de petites cellules régulièrement arrondies, moins chlorophylliennes, à méats bien développés. Les nervures ont relativement peu de sclérenchyme (1).

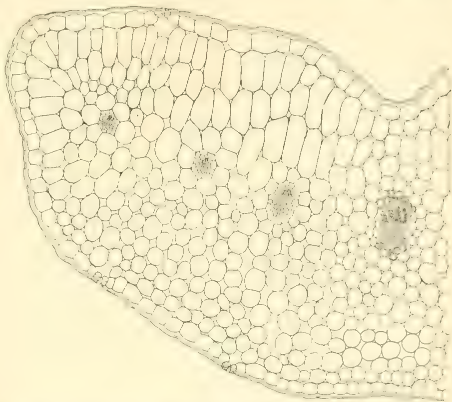


Fig. 41. — *Armeria maritima.* — Coupe transversale d'une moitié de la feuille. — Gr. 150.

SALSOLACÉES

Cette famille est essentiellement halophile; elle contient en effet, outre de nombreuses espèces rudérales, steppiques et désertiques, une grande quantité d'halophytes des plus caractéristiques par leurs particularités morphologiques et anatomiques ainsi que par leur abondance aux endroits fortement salés.

Au point de vue anatomique, ces plantes ont fait l'objet

(1) Dans *A. plantaginea* Willd., plante psammophile qui se rencontre aussi sur le littoral, la structure de la feuille est presque isolatérale, même dans l'intérieur; les cellules de la face inférieure sont seulement un peu plus courtes et un peu moins serrées; la membrane externe des cellules épidermiques est un peu épaissie; les stomates ne sont pas enfoncés.

Dans *A. vulgaris* Willd. (*A. elongata* Hoffm.), la structure de la feuille est variable, isolatérale (Heinricher [1884]) ou intermédiaire (Warming [1897]).

d'un assez grand nombre de travaux : parmi ceux qui traitent de l'ensemble de la famille, je citerai notamment ceux de Monteil [1906] pour la feuille, Regnault [1860] et Gheorghieff [1887] pour la tige.

Comme on sait, la tige présente des anomalies de structure tenant au mode de fonctionnement et à la disposition spéciale des zones génératrices : leur étude, sortant un peu du cadre de ce travail, a été ici laissée entièrement de côté ; en général, on observe un grand nombre de faisceaux irrégulièrement disposés, noyés dans du parenchyme ligneux ; il est à remarquer que l'ensemble de l'appareil conducteur est généralement très épais et que la lignification est intense, ce qui n'est pas très fréquent chez les halophytes.

Atriplex Halimus L.

Le genre est halophile et désertique, et présente des caractères très divers suivant les espèces ; plusieurs ont été étudiées par Arcangeli [1890] et Pons [1902].

L'A. *Halimus* est un arbrisseau plus ou moins halophile ou subdésertique, se rencontrant aussi assez loin de la mer.

La feuille, entièrement argentée, est isolatérale ; elle a été étudiée en détail par Volkens [1887], qui en donne une figure, Warming [1897] et Pons.

Je rappelle que les cellules épidermiques, assez plates, ont une membrane externe mince ; les stomates, peu abondants, ne sont pas enfoncés. Les poils aquifères sont extraordinairement développés, très gros et souvent portés par un pied assez long ; leur ensemble dépasse l'épaisseur de la feuille ; leurs parois, minces, sont légèrement cutinisées, comme l'a indiqué Pons ; ils sont globuleux, mais plus ou moins déformés par pression réciproque ; la figure de Volkens, qui les représente aplatis par la sécheresse, en donne une mauvaise idée ; leur aspect rappelle ce que Warming et Monteil ont figuré pour A. *portulacoides*, par exemple, mais ils sont plus développés que dans cette espèce.

Le mésophylle se compose d'un hypoderme, de gaines chlo-

rophylliennes (1) autour des nervures (interrompues du côté du liber) et, entre ces deux régions, de tissu palissadique ; la forme des cellules de ces diverses zones est variable, comme on peut le voir par les descriptions de Volkens et de Warming ; les plantes que j'ai étudiées diffèrent de celle de Volkens par la disposition non rayonnante du tissu palissadique, qui est formé de cellules perpendiculaires à l'épiderme, et par la forme isodiamétrique des cellules hypodermiques ; ces dernières sont dépourvues de chlorophylle ; de nombreuses cellules oxalifères (à cristaux en oursins) se rencontrent dans la zone hypodermique et dans la zone palissadique.

Au niveau de la nervure principale, qui est grosse, l'hypoderme et le tissu palissadique font défaut et sont remplacés par des cellules arrondies, avec un peu de collenchyme sous-épidermique. Les faisceaux (4-5) sont disposés en cercle ; la gaine chlorophyllienne n'est représentée que par quelques cellules de chaque côté de cet ensemble.

D'après les auteurs précédemment cités (Arcangeli, Monteil, etc.), ce type de structure du mésophylle se rencontre aussi dans d'autres espèces : *A. nummularia* Lindl. (2), *A. rosea* L., etc.

Le pétiole, aplati à la face supérieure, présente des cellules épidermiques petites, isodiamétriques, à membrane externe plus épaisse que dans le limbe, quoique encore mince ; les poils sont identiques, mais forment un revêtement moins épais ; à l'exception d'un peu de collenchyme sous-épidermique, tout le parenchyme est formé de cellules arrondies ou polygonales : il n'y a pas de tissu chlorophyllien ; les cellules oxalifères sont abondantes. Les faisceaux, disposés en arc, sont dépourvus de gaine.

L'épiderme des rameaux a les mêmes caractères que celui du pétiole ; l'écorce débute par plusieurs assises de cellules à membranes épaissies et se continue par une région parenchymateuse sans chlorophylle, avec quelques cellules oxalifères, et, dans la profondeur, quelques fibres de sclérenchyme.

(1) Ce sont les « gaines amylifères », « gaines endodermiques » des auteurs.
(2) Voir au sujet de cette espèce Licopoli [1869].

Atriplex crassifolia Gr. et G.

Plante annuelle des plages ; c'est une des espèces les plus rapprochées de la mer parmi les psammophiles.

Feuille. — La feuille, argentée sur les deux faces, a été étudiée et bien figurée par Warming [1897]. Elle est isolatérale et rappelle celle d'A. *Halimus*, dont elle diffère surtout par la disposition nettement rayonnante de l'assise palissadique tout autour des gaines chlorophylliennes des nervures ; le reste du mésophylle, c'est-à-dire une assise sous chaque épiderme et quelques cellules entre les nervures (quand celles-ci ne se touchent pas par leurs cellules palissadiques) est formé de cellules arrondies ou ovoïdes, assez grosses, peu serrées, avec peu ou pas de chlorophylle, et de quelques éléments oxalifères. La nervure principale se compose de 3 faisceaux en arc, avec des rudiments de gaine sur le côté externe des faisceaux latéraux ; à ce niveau, le mésophylle est formé de cellules polygonales, sans chlorophylle. L'épiderme présente des cellules à membrane externe peu épaissie ; les stomates, abondants sur les deux faces, sont très légèrement enfoncés ; les poils aquifères sont comme dans A. *Halimus*, mais ne forment qu'une seule couche.

Les exemplaires cultivés dans l'intérieur présentent exactement la même structure.

Cotylédons (fig. 42). — Warming [1906] a donné une figure d'une germination et signalé que les cotylédons sont glabres.

Ces cotylédons ont une structure très différenciée, rappelant celle de la feuille, ce qui est un cas assez rare.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe peu épaissie ; les stomates sont légèrement enfoncés ; les poils font entièrement défaut.

Le mésophylle est celui d'un cotylédon bifacial ordinaire, mais avec les nervures, les gaines chlorophylliennes et les cellules palissadiques rayonnantes de la feuille ci-dessus décrite.

Le parenchyme supérieur est formé de 2-4 assises de cellules serrées, oblongues-rectangulaires, surtout les externes ; le parenchyme inférieur comprend 5-7 assises de cellules plus

courtes, souvent arrondies, à structure assez lâche ; tout cela contient de la chlorophylle, mais en petite quantité, et rappelle la structure de la plupart des cotylédons un peu épais.

Les nervures sont situées sous le parenchyme supérieur,

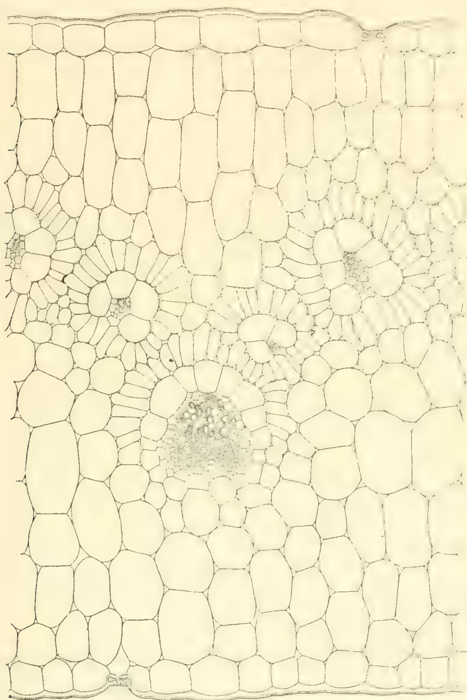


Fig. 42. — *Atriplex crassifolia.* — Coupe transversale d'un cotylédon, passant par la nervure principale. — Gr. 150.

c'est-à-dire plus près de la face supérieure, sauf la nervure médiane, qui est plus profondément placée et vers laquelle les nervures voisines s'infléchissent. Chaque nervure, composée d'un petit nombre d'éléments, est entourée d'une gaine chlorophyllienne ouverte vers le liber, analogue à celle des feuilles; tout autour se trouve le tissu palissadique, formé d'une assise

de cellules disposées en rayonnant ; ces cellules ne manquent qu'à la face inférieure de la nervure médiane.

Pétiole et tige. — Le pétiole offre à peu près les mêmes caractères que celui d'*A. Halimus* ; les petits faisceaux situés près des bords ont cependant déjà des rudiments de gaine et de tissu palissadique. La tige diffère surtout de celle d'*A. Halimus* par sa lignification moins considérable.

Atriplex portulacoides L.

Plante vivace, ligneuse à la base, des rochers maritimes ainsi que des marais et vases salés.

Feuille. — La feuille a été étudiée par Monteil [1906], qui en donne une description et une figure assez peu exactes d'ailleurs, et par Warming [1890, 1897], dont au contraire la description est très bonne ; cet auteur figure la structure d'*A. pedunculata* L., qui est à peu près la même.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe mince, à cuticule très fine ; les stomates sont à peine ou pas enfoncés ; les poils aquifères sont nombreux, assez courtement pédicellés, et ne forment guère qu'une couche. Le tissu palissadique (assez variable d'après Warming) forme sous chaque épiderme 1-3 assises de cellules courtes, très chlorophylliennes, passant assez insensiblement au tissu aquifère central contenant peu ou pas de chlorophylle et formé de très grosses cellules polygonales à très petits méats, avec çà et là quelques cellules oxalifères. Les nervures sont dépourvues de gaine ; la principale se compose d'un ou plusieurs faisceaux avec collenchyme extra-libérien ; à son niveau, le mésophylle est formé de cellules claires, assez grandes, avec un peu de collenchyme sous-épidermique.

Pétiole et tige — La section du pétiole est triangulaire avec collenchyme aux angles ; les premières assises du parenchyme sont formées de petites cellules chlorophylliennes, courtes, ovoïdes. La tige, étudiée et figurée par Pons [1902], est anguleuse avec collenchyme aux angles ; entre les amas de collenchyme se trouve le tissu chlorophyllien réduit à quelques assises de petites cellules arrondies. La tige, comme le pétiole, porte de nombreux poils aquifères.

Atriplex littoralis L.

Plante annuelle des marais salés, à feuilles étroites, glabres, plus ou moins épaisses.

Feuille (fig. 43). — Quelques-uns de ses caractères ont été indiqués par Monteil [1906] ; elle a une forte tendance à l'isolatéralité.

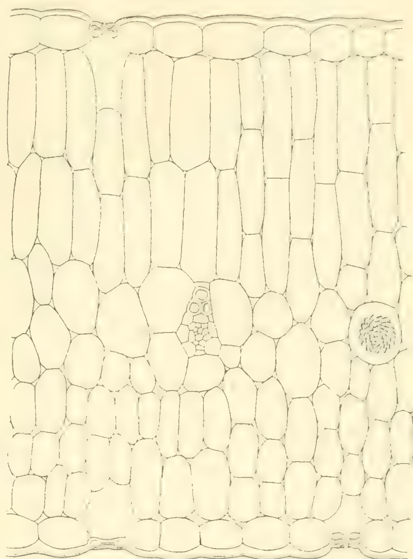


Fig. 43. — *Atriplex littoralis.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe peu épaissie, finement cutinisée ; les stomates, abondants sur les deux faces, sont très légèrement enfoncés ; les poils font défaut.

Le tissu palissadique se compose à la face supérieure de 2-3 assises de cellules serrées très allongées et à la face inférieure de 2-3 assises de cellules un peu moins serrées, plus courtes, parfois presque ovoïdes. Le centre, également chlorophyllien, à l'exception des cellules oxalifères, est formé de 1-2 assises de cellules courtes et larges.

Les nervures, assez espacées, sont petites et dépourvues de gaine ; au niveau de la principale, le mésophylle est formé entièrement de cellules arrondies, claires, avec un peu de collenchyme sous-épidermique.

Les feuilles des exemplaires cultivés sont moins isolatérales, les cellules de la partie inférieure étant courtes, souvent presque arrondies.

Les cotylédons, un peu charnus, ont une structure bifaciale ; l'épiderme a les mêmes caractères que dans la feuille.

Pétiole et tige. — La structure est à peu près la même que dans *A. portulacoides* L., mais les poils sont nuls ou très rares et isolés.

Atriplex hastata L. var. **salina** Gr. et G.

Plante annuelle des marais salés et des galets maritimes, ainsi que des lieux salés de l'intérieur.

Feuille. — La feuille a été étudiée par Warming [1890, 1891, 1897, 1906 (avec figure)], qui signale une structure isolatérale ; elle est un peu plus épaisse que dans le type et porte de nombreux poils aquifères, sans en avoir autant que l'*A. crassifolia* ou l'*A. portulacoides* ; le type n'a que peu de ces poils. Les cellules épidermiques conservent leur membrane externe mince ; les stomates sont un peu enfoncés.

Le mésophylle est formé sur chaque face de plusieurs assises de cellules palissadiques allongées (un peu plus courtes et un peu moins serrées à la face inférieure), passant insensiblement à la zone centrale constituée par des cellules plus larges et plus courtes. Les nervures sont dépourvues de gaine.

D'après Chrysler [1904], la membrane externe des cellules épidermiques est plus épaisse que dans la forme de l'intérieur ; je n'ai vu aucune différence. Le même auteur attribue à *A. hastata* de l'intérieur une structure bifaciale ; en réalité, cette structure est assez variable (1) et présente déjà une tendance à l'isolatéralité ; sur une même coupe on peut voir les cellules inférieures courtes (vers les bords) ou assez allongées (vers la nervure principale) ; cependant la feuille n'atteint jamais l'isolatéralité de la variété maritime.

Le pétiole n'offre rien de particulier.

Tige. — La tige est du type de celle d'*A. littoralis*, mais possède de nombreux poils. De plus, les bandes de tissu chlorophyllien, situées entre les côtes de collenchyme, sont bien déve-

(1) Dans la variété aussi, d'ailleurs ; voir à ce sujet Harshberger [1909].

loppées et présentent 3-4 assises de cellules assez allongées radialement, formant presque un tissu palissadique. Dans *A. littoralis* comme dans *A. hastata* de l'intérieur, ces cellules sont arrondies ou un peu ovoïdes (1).

Beta maritima L.

Plante bisannuelle voisine de *B. vulgaris* L. et se rencontrant dans les marais salés, les rochers et les galets maritimes.

La feuille, plus ou moins charnue, a été étudiée par Warming [1897] (2) et Monteil [1906] qui en donne une figure.

D'après ces auteurs, la structure est isolatérale, alors que dans *B. vulgaris*, suivant Monteil, elle est bifaciale. En réalité la structure est variable sur un même pied ; les grandes feuilles de la base sont remarquablement charnues et nettement isolatérales, le mésophylle étant constitué par plusieurs assises de cellules palissadiques allongées, celles du centre un peu plus larges ; les feuilles plus petites de la tige sont moins charnues, quoique encore épaisses, et plus ou moins bifaciales ; les cellules de la face supérieure sont allongées, mais celles de la face inférieure, moins serrées, sont beaucoup plus courtes et même souvent presque arrondies ; on trouve du reste des intermédiaires ; des cellules à sable cristallin sont répandues dans le mésophylle.

(1) Il résulte de ce qui précède que les *Atriplex* halophiles de nos régions peuvent présenter trois types de structure de feuille :

1° feuilles simplement isolatérales, épaisses (*A. littoralis*, *A. hastata* var. *salina*).

2° feuilles isolatérales avec tissu aquifère central (*A. portulacoides*, *A. pedunculata*).

3° feuilles à tissu chlorophyllien différencié en gaines et cellules palissadiques nettement distinctes du reste (*A. Halimus*, *A. crassifolia*).

La structure des espèces des deux premiers groupes me semble seule être en rapport avec la station salée ; je rappelle que dans ces formes la feuille est plus ou moins charnue. Quant à la structure si particulière des plantes du troisième groupe, structure qui peut se retrouver jusque dans les cotylédons, c'est simplement un caractère systématique assez répandu dans le genre, même en dehors des espèces littorales ; c'est aussi l'opinion de Warming [1906] ; Arcangeli [1890] y voit un mode de protection contre la lumière ; par contre les poils ont bien un rôle aquifère.

(2) Warming a étudié des exemplaires sauvages de *B. vulgaris* recueillis sur le littoral ; sa description s'accorde avec *B. maritima* ; je pense donc que c'est cette plante qu'il a eue en vue, beaucoup d'auteurs ne distinguant pas les deux formes spécifiquement.

Les nervures sont dépourvues de gaine; pour la principale, on pourra se reporter à la figure de Monteil, qui est très exacte.

Les stomates ne sont pas enfoncés; l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques est variable, mais toujours assez faible.

Je ne sais si par une culture prolongée les feuilles se modifient, mais, dans des cultures de deux ans, je n'ai observé aucune diminution sensible de la carnosité; la structure du mésophylle a présenté les mêmes variations que dans les individus sauvages.

Le pétiole et la tige sont assez charnus; l'épiderme, renforcé de collenchyme aux angles, a des membranes externes plus épaisses que dans la feuille; les assises externes seules du parenchyme sont chlorophylliennes.

Salicornia fruticosa L., **S. herbacea** L.

Les plantes de ce genre comptent parmi les plus nettement halophiles, quoique certains auteurs aient pu les cultiver aisément sans sel (Hoffmann [1881], Batalin [1884]); les feuilles, opposées, sont étroitement soudées à la tige, qui se compose alors d'articles charnus tout à fait caractéristiques. La structure si particulière de ces organes a fait l'objet d'un grand nombre de travaux parmi lesquels je citerai ceux de Duval-Jouve [1868], de Bary [1877], Hultberg [1882], Batalin [1886], Brick [1888], Dangeard [1888 *a*, *b*], Mangin [1882], Monteil [1906], Warming [1890, 1897, 1906]; ce dernier a en outre étudié la morphologie externe et la germination (voir aussi à ce sujet Winkler [1886] et Vandenberghe [1889, 1890]).

Le *S. fruticosa* est une plante vivace des marais salés littoraux ou intérieurs.

La distinction entre la gaine foliaire et la tige proprement dite est moins nette qu'on ne le dit d'ordinaire (fig. 44).

Les cellules épidermiques sont grosses, isodiamétriques ou un peu allongées tangentiellement; la membrane externe est un peu épaissie et a une cuticule très fine; les stomates, à ostiole perpendiculaire à la direction de l'organe, sont légèrement enfoncés.

Le tissu palissadique se compose de 4-5 assises de cellules plus ou moins allongées, à méats très petits ou nuls ; il passe insensiblement à un parenchyme épais à grandes cellules claires, un peu allongées radialement et également à très petits méats ; c'est un véritable tissu aquifère qui se termine par une assise plus ou moins distincte de cellules plus petites, aplaties tangentiellement, et considérées souvent comme représentant l'épiderme supérieur de la feuille soudée à la tige. Dans cette région profonde se rencontrent des fibres de sclérenchyme à parois plus ou moins épaissies ; dans la portion surtout périphérique du tissu aquifère se trouvent de nombreux petits faisceaux à orientation normale. Dans la zone intermédiaire entre le tissu vert et le tissu clair, mais plutôt dans le premier, se présentent très abondamment les grandes cellules spiralées décrites par Duval-Jouve qui les considérait comme aérifères ; Mangin y a rencontré un protoplasme et un noyau, et en fait des organes de soutien à rapprocher des sclérites d'*Arthrocnemum macrostachyum* ; cet auteur fait remarquer avec raison que ces cellules ne sont nullement en rapport avec les stomates comme le pensait Duval-Jouve, pas plus du reste qu'avec les faisceaux ; Warming les assimile aux trachéides aquifères d'Heinricher : il est probable qu'elles ont en effet aussi un rôle aquifère, mais elles dif-

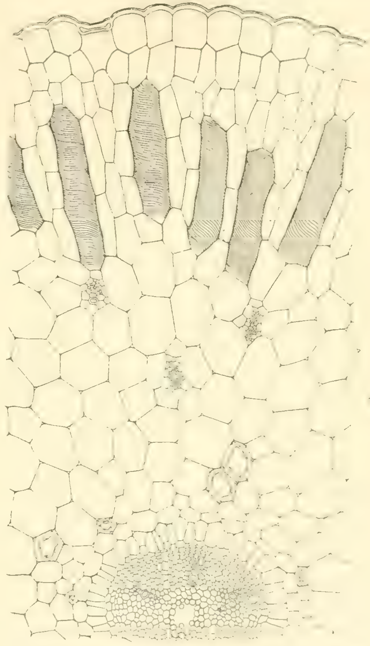


Fig. 44. — *Salicornia fruticosa.* — Coupe transversale d'un jeune article. — Gr. 150.

fèrent bien des trachéides signalées par Heinricher (1885) qui qui se rencontrent dans un grand nombre d'halophytes et de xérophytes comme on a pu le voir précédemment ; elles ont une taille beaucoup plus considérable, une forme régulière, sont sans rapports avec les nervures, et, de plus, leurs épaississements ne sont pas lignifiés.

La partie centrale, c'est-à-dire la tige proprement dite, débute par une assise de cellules subérifiées de très bonne heure, à éléments allongés radialement, qui, dans les organes plus âgés, est remplacée par plusieurs assises de cellules en files radiales et en cercles concentriques, constituant le périderme. La fig. 44 représente une tige encore jeune, dans laquelle les faisceaux primitifs ne sont pas encore noyés dans le parenchyme ligneux, et où on voit simplement le début de l'assise génératrice anormale ; plus tard cette partie se fait remarquer par sa lignification intense. Dans les gros articles, les cellules du tissu aquifère sont sensiblement plus volumineuses.

Le *S. herbacea* est une plante annuelle ou bisannuelle des marais salés du littoral et de l'intérieur. C'est l'espèce qui a été le plus souvent étudiée ; je renverrai donc aux travaux cités plus haut.

Dans la forme à rameaux dressés (*S. Emerici* Duv.-J.), les cellules épidermiques sont plus petites que dans *S. fruticosa*, plus plates, à cuticule également mince ; les stomates ne sont pas enfoncés ; les cellules spiralées sont absentes ou très peu abondantes. A part ces quelques différences, la structure est celle de l'espèce précédente ; Batalin (1884) a observé dans des individus cultivés dans l'intérieur une diminution de la carnosité. Warming a signalé que les cotylédons, qui sont les seules feuilles libres (encore sont-ils soudés à la base), ont une structure bifaciale.

Arthrocnemum macrostachyum Mor. et Delp.

Plante vivace, ligneuse à la base, des sables maritimes humides et des marais salés de la Méditerranée.

Le type de structure est le même que dans *Salicornia fruticosa*, avec quelques particularités (fig. 45).

Les cellules épidermiques sont grosses, isodiamétriques, bombées, à membrane externe épaisse et à cuticule forte; les stomates sont plus ou moins profondément enfoncés; enfin il n'y a pas de cellules spiralées (figurées à tort par Monteil [1909], qui du reste, dans le texte, signale leur absence), mais de nombreux sclérites dirigés radialement, à membrane épaissie, lignifiée et ponctuée, souvent courtement rameux aux extrémités. Comme dans les *Salicornia*, le tissu palissadique est formé de plusieurs assises de cellules et non d'une seule comme le figure à tort Monteil.

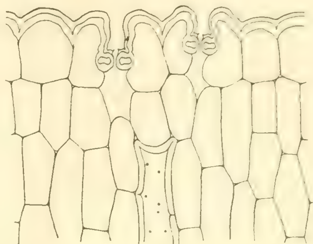


Fig. 45. — *Arthrocnemum macrostachyum*. — Coupe longitudinale d'un article (région externe). — Gr. 220.

Halocnemum strobilaceum M. Bieb.

Plante vivace, ligneuse à la base, des lieux salés littoraux ou intérieurs, très répandue sur les bords des chotts.

La structure de la tige et des feuilles qui lui sont soudées a été étudiée par Dangeard [1888 *b*] et rappelle celle des autres Salicorniées.

Les petites feuilles charnues qui couvrent les rameaux latéraux stériles et qui sont assez individualisées ont été décrites par Warming [1897]. Dans la partie moyenne, la section est plane à la face supérieure; les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie, à cuticule bien nette; celles de l'épiderme supérieur sont petites, planes, celles de l'épiderme inférieur plus grandes, bombées; les stomates, localisés à la face inférieure, sont enfoncés. Le tissu palissadique se trouve à la face inférieure et est formé de cellules oblongues, courtes, assez petites; le reste du mésophylle est formé de cellules plus grandes, plus longues, constituant un tissu aquifère séparé de l'épiderme supérieur par des fibres, et encore pas partout. Cette structure rappelle en somme celle de la partie libre

des gaines foliaires de *Salicornia*, comme on pouvait s'y attendre (1).

Salsola Kali L.

Bien que cette plante annuelle se rencontre sur les plages dans la zone de végétation la plus rapprochée de la mer, elle s'étend aussi assez loin dans l'intérieur où elle a du reste des feuilles plus minces et plus grêles (*S. Tragus* L.); cette forme se trouve du reste également sur le littoral, mélangée au type; j'ajoute qu'elle est devenue en Amérique une mauvaise herbe très répandue (voir à ce sujet Pammel [1894]).

Feuille. — La feuille a été étudiée par un grand nombre d'auteurs, notamment Areschoug [1878], Heinricher [1884], Giltay [1886], Brick [1888], Warming [1891, 1897, 1906], Pammel [1894], Monteil [1906]; plusieurs de ces auteurs donnent des figures; les divergences tiennent à la variabilité de la plante et au niveau où sont faites les coupes.

La feuille, plus ou moins charnue, est en effet glabre ou couverte de poils courts, cutinisés; sa section, triangulaire à la base, est semi-circulaire et même circulaire vers le sommet qui se termine par un aiguillon.

Je rappelle que les cellules épidermiques sont grandes, un peu bombées, à membrane externe un peu épaissie, à fine cuticule; les stomates, disposés transversalement, ne sont pas enfoncés.

Sous l'épiderme, se trouve une assise de cellules palissadiques très régulières, puis une assise également régulière de cellules cubiques, à parois légèrement épaissies, très chlorophylliennes et amylifères (gaine amylifère des auteurs); ces deux zones sont

(1) Le *Kochia hirsuta* Nolte est une plante halophile annuelle à feuilles velues, un peu charnues; elle a été étudiée et figurée par Warming [1906] qui y signale une structure isolatérale avec deux assises de petites cellules palissadiques peu régulières et un tissu aquifère central; les stomates sont légèrement enfoncés.

Le *Camphorosma monspeliaca* L., plante vivace des lieux arides de l'intérieur, se rencontre parfois sur les rochers maritimes très près de l'eau salée; la feuille, étudiée par Cassan [1901] et Monteil [1906], est raide, linéaire, et rappelle par sa structure celle des *Salsola* (hypoderme, assise palissadique, assise à cellules cubiques, petits faisceaux inverses), qui appartiennent cependant à une autre tribu.

interrompues aux trois angles dans la partie inférieure de la feuille et seulement à la face inférieure dans la partie supérieure ; il existe aussi quelquefois, mais pas toujours, une interruption à la partie médiane de la face supérieure; dans toutes ces régions il y a parfois du collenchyme, mais ce n'est pas constant.

La partie centrale se compose d'une épaisse région occupée par d'énormes cellules polygonales, sans méats et sans chlorophylle, constituant un tissu aquifère des plus individualisés; dans la région en contact avec le tissu vert, on observe des cellules oxalifères et de petits faisceaux à bois toujours tournés vers l'extérieur, disposition caractéristique des Salsolées (Dangeard [1888 *a, c*]) ; les faisceaux normaux sont au nombre de trois.

Les exemplaires cultivés diffèrent par la forme des feuilles, qui sont grêles, longues, à section arrondie; les cellules du parenchyme central sont plus petites; à part cela, la structure est identique; la membrane externe des cellules épidermiques est même parfois plus épaisse que sur le littoral.

Les cotylédons sont allongés, à section triangulaire à la base, puis ovoïde assez aplatie; leur structure est très différenciée et rappelle assez celle de la feuille.

Tige. — Je renverrai pour les détails à la description très exacte de Brick [1888], qui donne une figure.

Je rappelle simplement qu'entre les bandes de collenchyme sous-épidermique se trouvent des régions assimilatrices formées d'une assise palissadique et d'une assise à cellules cubiques identiques à ce qu'on rencontre dans la feuille; le reste de l'écorce est formé d'une grande épaisseur de grosses cellules aquifères, épaisseur un peu réduite dans les exemplaires cultivés.

Salsola Soda L.

Plante annuelle des marais salés.

Feuille. — La feuille est charnue et offre, sauf à la base, une section semi-circulaire. Elle a été étudiée et figurée par Monteil [1906].

La membrane externe des cellules épidermiques est un peu plus épaissie que dans *S. Kali*; de plus, entre l'épiderme et l'as-

sise palissadique, se trouve un hypoderme à cellules arrondies, dépourvues de chlorophylle et souvent oxalifères; l'hypoderme, l'assise palissadique, et l'assise amylifère sont interrompus aux deux angles ainsi qu'à la région médiane supérieure et inférieure; à part cela, la structure est la même que dans *S. Kali*; le tissu aquifère, en particulier, est encore formé de grosses cellules sans méats; je n'y ai jamais vu la structure très lâche indiquée par Monteil.

Les exemplaires cultivés n'offrent aucune différence.

Les cotylédons sont peu différenciés; ils sont formés de petites cellules chlorophylliennes, les supérieures un peu allongées perpendiculairement à la surface, les autres arrondies.

Tige. — La tige, charnue, présente deux sillons opposés et a une structure beaucoup plus simple que dans *S. Kali*.

Les cellules épidermiques sont petites, à membrane externe assez épaisse, à partie extérieure cutinisée. Les premières assises de l'écorce sont souvent uniformément collenchymateuses, et sont suivies d'une assez grande épaisseur de cellules assez grosses, polygonales, à méats nuls ou très petits; la chlorophylle fait à peu près défaut.

Salsola tetragona Delile

Espèce vivace, désertique, répandue dans les endroits salés.

Feuille. — Les feuilles, courtes et charnues, sont étroitement imbriquées; la face supérieure est concave à la base, plane ou convexe à l'extrémité; Maury (1887) et Solms-Laubach (1901) ont indiqué quelques particularités de la structure.

Dans la partie inférieure, les deux faces sont très différentes. L'épiderme supérieur est formé de cellules aplaties, non bombées, à membrane externe mince; il est dépourvu de poils et de stomates et recouvre directement le tissu aquifère. L'épiderme inférieur est formé de cellules plus grosses, bombées, à membrane externe plus épaisse, finement cutinisée; il porte des stomates assez enfoncés et disposés transversalement, ainsi que des poils, cellulosiques (sauf la cellule basilaire), les uns courts, assez larges, les autres plus minces, longs et flexueux; on rencontre sous cet épiderme successivement un hypoderme oxalifère, une

assise de cellules palissadiques, une assise de cellules cubiques amylifères, puis le tissu aquifère central avec, outre la nervure principale, les petits faisceaux inverses déjà indiqués dans les autres espèces.

La courte partie de la feuille qui est entièrement libre n'offre pas cette différence entre les deux faces; la disposition est la même que celle décrite pour la face inférieure de la région basilaire.

Ce type de structure, qui est celui de *S. Soda*, paraît être répandu dans le genre et se rencontre avec quelques modifications de détail dans d'autres espèces halophiles ou non, telles que *S. oppositifolia* Desf., *S. Sieberi* Presl. (*S. zygophylla* Batt. et Tr.), *S. microphylla* Moq., etc., ainsi que l'on montré Volkens [1887], Battandier et Trabut [1895 (pl. 16)], Solms-Laubach [1901], Battandier [1910]. C'est en somme un caractère systématique non seulement du genre, mais aussi des genres voisins.

Tige. — Les cellules épidermiques sont petites, bombées, à membrane externe assez épaisse, à cuticule bien marquée; les stomates, peu nombreux, sont un peu enfoncés; les poils sont longs, contournés. L'écorce, souvent un peu collenchymateuse extérieurement, est formée de plusieurs assises d'assez grandes cellules peu chlorophylliennes, les plus internes aplaties tangentiellement et suivies d'un cercle de fibres de sclérenchyme isolées.

Traganum nudatum Delile

Plante ligneuse désertique, abondante dans les dépressions salées.

La feuille, charnue, offre une section triangulaire; Volkens [1887] (1) rapproche avec raison sa structure de celle des *Salsola*.

L'épiderme a des cellules un peu bombées, à membrane externe assez épaisse, et porte quelques poils courts, cutinisés; les stomates ne sont pas enfoncés. L'hypoderme est formé d'une assise de cellules fréquemment oxalifères; il est suivi d'une

(1) Voir également Solms-Laubach [1909].

assise de cellules palissadiques et d'une deuxième assise verte, à cellules cubiques, analogue à celle de *Salsola Soda*, mais ininterrompue. Le parenchyme aquifère central, avec ses faisceaux périphériques inverses, est identique à celui des *Salsola*. La tige est du type de *Salsola Soda*, avec un peu de collenchyme sous-épidermique, puis une assez grande épaisseur de parenchyme aquifère à grosses cellules ; la moelle est fréquemment lignifiée (1).

Suæda fruticosa Forsk.

Plante ligneuse des marais salés du littoral et de l'intérieur.

Feuille (fig. 46). — La feuille est charnue, à section presque circulaire, isolatérale ; certaines de ses particularités ont été indiquées par Warming [1897], Solms-Laubach [1901] et Monteil [1906] qui donne une figure peu exacte.

Les cellules épidermiques sont assez grandes, peu ou pas bombées, à membrane externe assez épaissie, finement cutinisée ; les stomates, disposés transversalement, sont un peu enfoncés.

Les premières assises (1-3) de mésophylle sont formées de petites cellules chlorophylliennes, peu serrées, de taille variable, arrondies ou oblongues. Le tissu qui fait suite est formé de très grandes cellules, très allongées, à méats nuls ou très petits, ne formant nullement des assises distinctes, mais profondément engrenées les unes entre les autres par leurs extrémités amin-

(1) *L'Anabasis aphylla* L. et l'*Haloxylon Schmittianum* Pom. sont des plantes désertiques qui se rencontrent souvent dans les terrains salés ; elles sont ligneuses à la base et ont des rameaux articulés ; leur structure, ou celle d'espèces voisines telles que l' *A. articulata* Moq. et l'*H. Ammodendron* Bge, a été étudiée par Volkens [1887], Dangeard [1888 *a*, *c*], Maury [1887], Warming [1897], Jönsson [1902] ; elle est assez uniforme.

Les cellules épidermiques ont une membrane externe épaisse, à cuticule nette ; les membranes latérales et profondes sont aussi un peu épaissies ; les stomates, disposés transversalement, sont très enfoncés dans *Anabasis*, moins dans *Haloxylon* ; l'hypoderme est formé de 3-4 assises de collenchyme souvent oxalifères et est suivi d'une assise de cellules palissadiques, puis d'une assise chlorophyllienne et amylifère à cellules cubiques dans *Anabasis*, un peu allongées radialement dans *Haloxylon* ; le reste de l'écorce est formé de grandes cellules aquifères sans méats avec nombreux petits faisceaux inverses accolés à la deuxième assise verte. Jönsson a attiré l'attention sur l'abondance relative des cellules à mucilages.

cies, et cela à des niveaux divers ; elles contiennent fort peu de chlorophylle et constituent un tissu aquifère très net, quoique moins tranché que dans les *Salsola*.

Les faisceaux sont disposés en arc et formés de quelques éléments ; le principal est accompagné d'un peu de collenchyme en dessous du liber ; entre les faisceaux, le parenchyme est formé de cellules assez grandes, polygonales, sans méats, allongées entre deux faisceaux consécutifs ; je n'ai pas vu trace de la « gaine endodermique » figurée par Monteil.

Tige. — La tige présente la structure décrite plus loin pour *S. maritima*, avec cependant une moins grande épaisseur du parenchyme cortical et un plus grand développement du bois.



Fig. 46. — *Suæda fruticosa*. — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 110.

Suæda maritima Dum.

Plante annuelle des lieux salés du littoral et de l'intérieur ; dans les galets maritimes, les tiges, rameuses, sont étalées, ainsi que les feuilles qui sont généralement vertes ; dans les vases salées, les tiges sont souvent dressées, simples, très courtes ; les feuilles, également dressées, sont longues et rougeâtres.

Feuille. — La feuille, plus ou moins charnue, est isolatérale ;

sa section est assez variable, tantôt presque circulaire, surtout dans les formes dressées, tantôt au contraire aplatie en dessus. Elle a été étudiée et figurée par Warming [1890, 1897] et Monteil [1906].

Les cellules épidermiques sont grandes, plus ou moins bombées, à membrane externe fort peu épaissie (1) ; les stomates sont très peu enfoncés.

Les premières assises (1-2) de cellules sont comme dans *S. fruticosa* plus petites, plus lâches et très chlorophylliennes, mais la différence avec les suivantes est moins tranchée. Les cellules aquifères diffèrent de celles de l'espèce précédente en ce qu'elles sont plus courtes et plus larges, souvent même presque isodiamétriques ; le collenchyme de la nervure principale est moins développé et fait souvent défaut.

Les exemplaires cultivés ne présentent pas de différence sensible dans la carnosité ni dans la structure, mais la croissance est lente et les pieds restent assez chétifs, à moins qu'on ne les arrose avec de l'eau salée.

Les cotylédons sont charnus, peu différenciés, à section ovoïde. Les cellules épidermiques ont une membrane externe mince ; les stomates sont légèrement enfoncés ; le parenchyme est formé de grosses cellules ovoïdes, celles de la face supérieure un peu allongées.

Tige. — La tige est assez charnue, surtout dans le haut, où le parenchyme cortical occupe au moins la moitié du diamètre. Les cellules épidermiques sont petites, bombées, à membrane externe peu épaissie ; les stomates, assez peu nombreux, sont un peu enfoncés. Les cellules externes du parenchyme cortical sont assez petites, chlorophylliennes, et par endroits remplacées par des bandes longitudinales de collenchyme ; celles de la région moyenne sont grandes, sans chlorophylle (2).

(1) D'après Holtermann [1907], la cuticule est plus mince et le tissu aquifère moins développé que dans *S. nudiflora* et *S. monoica* qui habitent des terrains plus salés.

(2) Il est intéressant de rappeler que Solms-Laubach [1901] a rencontré dans la feuille de certaines espèces (*S. vermiculata* Forsk., *S. pruinosa* Lange, etc.) une structure analogue à celle de la feuille des *Salsola* et par conséquent très différente de celle des espèces précédentes.

POLYGONÉES

Polygonum maritimum L.

Plante vivace des plages.

Feuille (fig. 47). — La feuille est plus ou moins recourbée

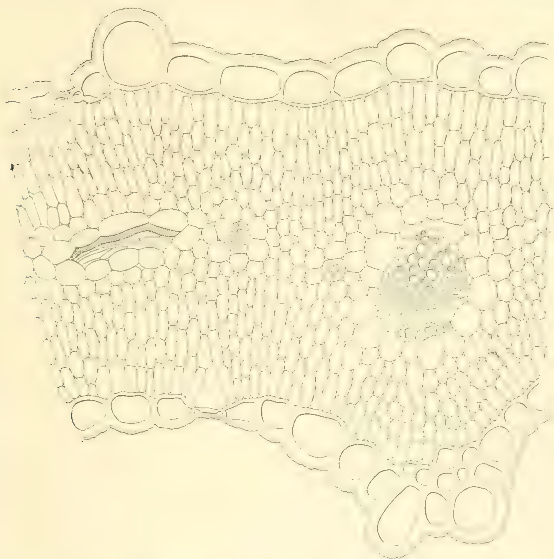


Fig. 47. — *Polygonum maritimum*. — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 150.

sur les bords, comme d'ailleurs dans certaines formes xérophiles de *P. aviculare* L. ; sa surface est rugueuse par suite de la forme des cellules épidermiques. La structure nettement isolatérale a été indiquée par Warming (1897) ; la feuille est un peu épaisse, coriace et recouverte de fines granulations cireuses.

Les cellules épidermiques sont assez grosses et bombées ; certaines ont une taille plus considérable que les autres et forment à l'extérieur une saillie hémisphérique : cette disposition produit l'aspect rugueux de l'épiderme ; la membrane externe est assez épaissie ; la cuticule est assez forte, un peu striée ; les

membranes latérales et profondes sont un peu épaissies. Les cellules épidermiques sont fréquemment tannifères. Les stomates, répandus sur les deux faces, sont enfoncés et se trouvent à peu près au niveau de la membrane interne des cellules épidermiques ou un peu au-dessus.

Le tissu palissadique se compose sur chaque face de 3-5 assises de cellules étroites, plus ou moins allongées, très chlorophylliennes, mais assez peu serrées; il passe insensiblement à la zone centrale peu chlorophyllienne, formée de 2-3 assises de petites cellules arrondies avec quelques cellules à oxalate de calcium.

Les nervures sont entourées d'une sorte de gaine de cellules arrondies un peu plus grandes, souvent tannifères. La nervure principale est plus grosse et accompagnée en dessous du liber de quelques fibres scléritiées; son niveau est marqué à la face inférieure par un peu de collenchyme sous-épidermique (1).

Les exemplaires cultivés ont des feuilles plus planes ; les cellules épidermiques sont un peu moins bombées, mais les stomates sont aussi enfoncés ; les cellules palissadiques inférieures sont un peu moins serrées que les supérieures, mais cette différence est peu sensible.

Les cotylédons sont épais, à section ovale. Les cellules épidermiques sont égales, peu bombées, mais ont déjà une membrane externe relativement assez épaissie ; les stomates sont enfoncés. Le parenchyme, isolatéral, est formé sur chaque face de plusieurs assises de cellules palissadiques peu serrées, et, au centre, de cellules courtes, plus ou moins arrondies, moins chlorophylliennes.

Tige. — La tige, couchée à la base, est anguleuse. Les cellules épidermiques sont égales et peu bombées, à membranes épaissies, surtout l'externe ; la cuticule est assez forte, les stomates sont enfoncés. Les côtes présentent des bandes de

(1) Volkens (1887) a décrit et figuré une espèce désertique ou subdésertique du même groupe, *P. equisetiforme* Sibth. et Sm. ; les cellules épidermiques sont très peu bombées ; certaines contiennent des mucilages ; le mésophylle, plus serré, est entièrement palissadique, sauf une assise au centre et les gaines des nervures ; enfin, en face des nervures se trouvent des amas de sclérenchyme sous-épidermique ; mais le caractère xérophile le plus important de cette plante est le faible développement du feuillage.

collenchyme plus ou moins développées ; dans l'intervalle, l'écorce est formée de plusieurs assises de petites cellules chlorophylliennes, arrondies ou légèrement allongées. Le cercle de faisceaux libéroligneux, isolés ou confondus, est entouré d'un anneau de 1-2 assises de cellules arrondies, assez grandes, fréquemment tannifères ; de plus, en dehors du liber, se trouvent des îlots de fibres de sclérenchyme. Les exemplaires cultivés n'offrent aucune particularité (1).

EUPHORBIACÉES

Euphorbia Paralias L.

Plante vivace des sables maritimes (plages et dunes mobiles) ; Contejean [1881] l'a rencontrée à 60 kilomètres de la mer, sur des sables apportés de l'Océan, mais dessalés.

Feuille (fig. 48). — Elle a été étudiée par Gillay [1886], Gaucher [1898] et Warming [1897] qui en donne une bonne description et signale une certaine variabilité dans la structure (nombre des assises palissadiques, forme des cellules du tissu central, etc...). Les feuilles sont nombreuses, serrées, dressées, plus ou moins épaisses, un peu cireuses.

Les deux épidermes sont très différents ; le supérieur est formé de petites cellules, prolongées par une papille courte et

(1) Le *P. Rayi* Bab., également des sables maritimes, est très voisin de *P. maritimum*, mais a des feuilles presque planes. La structure de la feuille est du même type, mais les cellules épidermiques sont un peu moins saillantes ; les nervures, au moins les plus importantes, sont accompagnées d'un peu de sclérenchyme sous-épidermique.

Le *P. aviculare* L., plante annuelle très polymorphe, présente un certain nombre de variétés xérophiles; dans les sables maritimes, il est parfois confondu avec le précédent, dont il diffère par son fruit chagriné, peu luisant. Chrysler [1904] lui attribue une structure isolatérale sur le littoral, bifaciale dans l'intérieur ; en réalité les formes littorales ont la même structure que les formes xérophiles de l'intérieur : les cellules épidermiques, un peu bombées, ont une membrane externe un peu épaissie; les stomates sont enfoncés; le mésophylle, isolatéral, est formé sur chaque face de plusieurs assises de cellules palissadiques, plus courtes mais plus serrées que dans *P. maritimum* ; les nervures sont accompagnées de sclérenchyme sous-épidermique. La tige présente aux angles des bandes de collenchyme ou de sclérenchyme, entre lesquelles se trouve le tissu chlorophyllien bien développé et formé de cellules allongées radialement. Les variations anatomiques de cette espèce ont été étudiées par Grevillius [1888, 1897] et Pick [1882].

large, à membrane externe épaissie, à cuticule assez forte ; les stomates sont enfoncés et se trouvent au niveau des membranes internes de l'épiderme ou même un peu au-dessous ; l'épiderme inférieur, dépourvu de stomates, est formé de grandes cellules à membrane externe plane mais très épaisse, ainsi que la cuticule ; les autres membranes sont légèrement épaissies ; cet épaississement des membranes épidermiques externes est un des plus considérables qu'on rencontre chez les halophytes ; une différenciation analogue des deux épidermes se retrouve dans *E. buxifolia* Lam., espèce halophile tropicale (Warming [1897]).

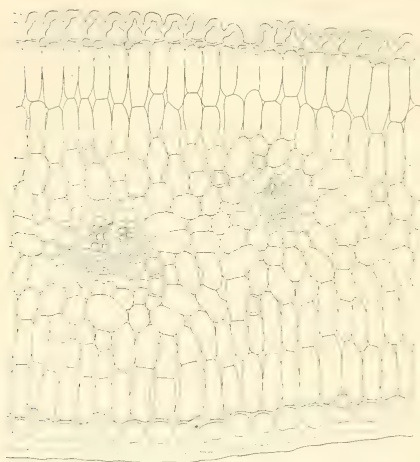


Fig. 48. — *Euphorbia Paralias.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 180.

Sous chaque épiderme, se trouvent 2 assises assez lâches de cellules palissadiques allongées, celles de la face inférieure à peine plus larges ; la partie centrale, moins chlorophyllienne, est formée de cellules courtes, à contour plus ou moins sinueux, constituant un tissu assez lacuneux. Une structure aussi peu serrée est rare parmi les halophytes ; il est aussi intéressant de remarquer le contraste entre l'isolatéralité du mésophylle et la dissemblance des épidermes.

Les nervures sont entourées de cellules polygonales plus serrées, mais ne forment pas une véritable gaine ; les principales sont accompagnées en dessous du liber d'un peu de collenchyme à peine différencié. Les laticifères se trouvent principalement sous l'épiderme et près du liber.

Les exemplaires cultivés ne diffèrent que par l'épaisseur

un peu moindre des membranes externes de l'épiderme.

Les cotylédons, peu épais, présentent deux épidermes dissemblables, comme dans la feuille, mais à un moindre degré, les papilles de l'épiderme supérieur étant moins fortes, ainsi que l'épaississement des membranes externes. La structure est plus lâche et beaucoup moins isolatérale ; le tissu palissadique est formé à la face supérieure de 2 assises de cellules ; la partie centrale est très lacuneuse ; la face inférieure est occupée par 2 assises de cellules sensiblement plus irrégulières, plus courtes et plus larges que les cellules palissadiques.

Tige. — L'épiderme est formé de cellules hautes et étroites, à membrane externe peu bombée, très épaisse, à forte cuticule ; les stomates, très enfoncés (1), se trouvent au fond d'un puits étroit ; cette disposition est rendue très nette par la forme des cellules épidermiques.

L'écorce, très épaisse, débute par quelques assises de collenchyme (souvent une seule) et se continue pas un grand nombre d'assises de cellules arrondies, petites, à méats grands et nombreux ; les externes sont chlorophylliennes ; dans la profondeur les cellules deviennent plus grandes et prennent une forme polygonale. Les faisceaux, isolés ou réunis, présentent en dehors du liber des îlots de fibres de sclérenchyme.

Les exemplaires cultivés ont simplement des cellules épidermiques moins hautes et une cuticule plus faible.

Euphorbia Pithyusa L.

Plante vivace des sables et des rochers maritimes.

La feuille est isolatérale, mais à structure plus serrée que dans *E. Paralias*.

L'épiderme supérieur est formé de petites cellules à membrane externe un peu épaissie et à fine cuticule ; elles sont prolongées en poils courts qui sont simplement l'exagération des papilles de l'espèce précédente ; les stomates sont enfoncés. L'épiderme inférieur, dépourvu de stomates, a des cellules plus grosses et plus hautes, à membrane externe plus

(1) L'enfoncement des stomates est déjà très net dans l'hypocotyle.

épaisse et à cuticule plus forte ; ces cellules sont également prolongées en poils courts (1).

Euphorbia portlandica L.

Plante bisannuelle des sables et des galets maritimes de l'Ouest, tantôt sur la plage, tantôt assez loin en arrière, moins halophile que l'*E. Paralias* par sa station et ses caractères.

Fig. 49. — *Euphorbia portlandica*. — Coupe transversale de la feuille, passant par la nervure principale. — Gr. 180.

Feuille (fig. 49). — Les feuilles ne sont pas serrées comme dans *E. Paralias* ; elles sont plus minces et ont une structure bien moins isolatérale.

Les deux épidermes sont semblables et sont formés de cellules un peu bombées, mais nullement papilleuses, à membrane externe un peu épaissie seulement, à fine cuticule ; les stomates, abondants sur les deux faces, sont enfoncés.

Le mésophylle est entièrement chlorophyllien ; à la face supérieure se trouvent 2 assises palissadiques, la première formée de cellules régulières, assez allongées et assez peu serrées, la seconde, plus lâche, formée de cellules plus larges et plus courtes ; la partie centrale est occupée par un tissu assez lacuneux, à cellules irrégulières ; à la face inférieure se trouvent 2 assises de cellules plus courtes, plus larges et moins serrées

(1) L'*E. dendroides* L. est un arbrisseau méditerranéen qui se rencontre sur les coteaux secs et aussi dans les rochers maritimes ; les feuilles tombent à la sécheresse sur une grande partie des rameaux (Armari [1903]). Les deux épidermes sont semblables et formés de cellules bombées en papilles comme dans l'épiderme supérieur d'*E. Paralias* ; la membrane externe est épaisse et bien cutinisée ; les stomates, plus abondants à la face inférieure, sont très enfoncés. Le mésophylle est à peu près bifacial, les cellules de la face inférieure étant lâches, plus courtes et plus irrégulières que celles de la face supérieure.

que les cellules palissadiques et souvent même simplement ovoïdes.

Les laticifères et les nervures ne présentent aucune particularité par rapport à *E. Paralias* ; au niveau de la nervure principale, le parenchyme de la face inférieure est formé de cellules arrondies, peu chlorophylliennes.

Cette espèce se cultive dans l'intérieur plus facilement que l'*E. Paralias* ; elle a du reste le même port et la même structure que sur le littoral.

Dans les cotylédons, les cellules épidermiques, peu ou pas bombées, ont une membrane externe mince ; les stomates sont déjà enfoncés. Le mésophylle se compose, à la face supérieure, de 2 assises palissadiques, la seconde plus courte, au centre, de quelques assises de cellules arrondies ou irrégulières, peu serrées, et à la face inférieure, d'une assise de cellules courtes, rectangulaires.

Tige. — Elle est du même type que dans *E. Paralias* ; les cellules épidermiques sont plates et ont une membrane externe un peu épaissie seulement ; les stomates sont enfoncés, mais non dans un puits ; le parenchyme cortical est moins épais, plus serré et formé de cellules un peu allongées radialement, au moins dans le haut de la tige (1).

Euphorbia Peplis L.

Plante annuelle, couchée, des sables maritimes, jusque sur la plage.

Feuille (fig. 50). — La feuille est assez mince et présente les particularités de structure de la section *Anisophyllum*.

Les cellules épidermiques sont assez grandes, bombées ; la membrane externe, finement rugueuse, est assez épaissie et a une cuticule bien nette ; les autres membranes sont peu épaissies ; les stomates, plus abondants à la face inférieure, sont un peu enfoncés.

Les nervures sont entourées d'une gaine chlorophyllienne et amylifère rappelant celle de certains *Atriplex*, mais non inter-

(1) L'*E. Pinea* L., qui se rencontre parfois sur le littoral, ne diffère de l'*E. portlandica*, au point de vue anatomique, que par des caractères de détail.

rompue du côté du liber ; la chlorophylle est rassemblée vers la face profonde de chaque cellule.

A la face supérieure du mésophylle, se trouve une assise de cellules palissadiques régulières, allongées, serrées, allant jusqu'aux gaines. A la face inférieure, il existe une assise de cellules peu chlorophylliennes, plus grosses, plus irrégulières comme taille, à parois non rectilignes, mais plus ou moins sinueuses et non entièrement contiguës ; entre ces dernières et les gaines, ainsi qu'entre les gaines voisines, se trouvent des cellules chlorophylliennes, d'aspect particulier, à parois sinueuses et à prolongements arrondis irréguliers ; les replis des membranes font parfois saillie à l'intérieur ; la structure est donc plus lacuneuse que ne le ferait supposer la figure de Gaucher (1898) ; les laticifères sont abondants.

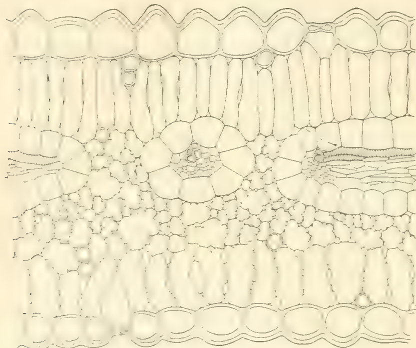


Fig. 50. — *Euphorbia Peplis*. — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 180.

Au niveau de la nervure principale, le mésophylle de la face inférieure est formé de cellules arrondies ; la gaine est interrompue du côté libérien.

Cotylédons. — Les cotylédons ont une structure très différenciée, rappelant beaucoup la feuille ; ils sont cependant plus épais et ont des cellules épidermiques peu bombées ; cette épaisseur tient au plus grand développement du tissu à cellules à replis, situé entre l'assise sous-épidermique et les gaines ; ce tissu, au lieu d'être formé de 2 assises de cellules, comme c'est le cas d'ordinaire pour la feuille, comprend 4-5 assises de cellules, du reste moins irrégulières.

Pétiole et tige. — Le pétiole et la tige ont des cellules épidermiques à membrane externe un peu moins épaisse que

dans la feuille ; de plus, la structure est beaucoup moins différenciée ; il y a très peu de chlorophylle et surtout du parenchyme incolore ; tout ce parenchyme est d'ailleurs formé d'éléments arrondis ; Gaucher a déjà signalé la symétrie bilatérale de la tige, qui est couchée.

THYMÉLÉACÉES

Passerina hirsuta L., P. Tartonraira Schrad.

Le *P. hirsuta* est un arbuste méditerranéen xérophile ; il se rencontre dans les lieux arides de l'intérieur ainsi que dans les régions subdésertiques, les rochers maritimes et les terres salées argileuses.

Les feuilles sont courtes, assez épaisses, imbriquées, à bords recourbés en dessus.

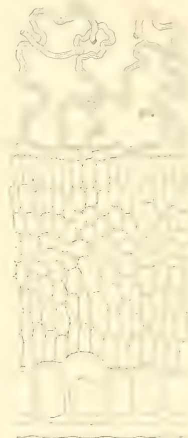


Fig. 51. — *Passerina hirsuta.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 150.

Les deux épidermes sont très différents (fig. 51), comme l'a figuré Gerber [1906]. L'épiderme supérieur, c'est-à-dire celui de la face appliquée, est formé de petites cellules assez plates, à membrane externe relativement peu épaissie, finement cutinisée ; il porte de nombreux poils unicellulaires à membrane épaissie, formant un feutrage assez serré et protégeant de nombreux stomates, peu ou pas enfoncés. L'épiderme inférieur est dépourvu de stomates et de poils ; il est constitué par des cellules beaucoup plus grosses, à membrane externe très épaisse et à cuticule très forte ; quelques-unes de ces cellules, plus grosses, ont leur membrane interne gélifiée.

Le mésophylle, au contraire, est à peu près isolatéral ; il est formé sur chaque face de 2-4 assises de cellules palissadiques, assez petites et serrées, un peu plus courtes cependant à la face supérieure ; le parenchyme central, également chlorophyllien,

est assez lâche et formé de cellules irrégulières. Les nervures, assez petites, sont accompagnées de fibres peu nombreuses, du côté libérien.

Les rameaux ont des cellules épidermiques hautes, à membrane externe très épaisse, ainsi que la cuticule, et sont recouverts d'un feutrage de poils.

Le *P. Tartonraira* est également une espèce xérophile qui se rencontre aussi bien dans l'intérieur que dans les rochers et les sables maritimes. Les feuilles, non imbriquées, sont poilues sur les deux faces et n'ont pas la disposition spéciale de celles de l'espèce précédente. Les deux épidermes sont semblables et formés d'assez grandes cellules à membrane externe épaisse et à cuticule assez forte ; les poils ne sont pas laineux, mais droits, et courts par rapport à ceux de *P. hirsuta* ; les stomates, répandus sur les deux faces, sont assez enfoncés ; l'épiderme présente quelques cellules à membrane interne gélifiée. Le mésophylle isolatéral se compose sur chaque face de 2-3 assises de cellules palissadiques courtes et serrées, et au centre, d'un tissu assez lâche. Les fibres extra-libériennes sont très développées.

Ces deux espèces ont, comme on voit, des caractères xérophiles assez nets au point de vue de l'épiderme.

JONCAGINÉES

Triglochin maritimum L.

Plante vivace des marais plus ou moins salés (parfois même fort peu), à feuilles dressées, jonciformes. Elle a été étudiée notamment par Areschoug [1878], Warming [1890, 1897] et Hill [1900], auxquels je renverrai pour plus de détails.

Je rappelle que les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaissie ; les stomates sont légèrement enfoncés. Le tissu palissadique est périphérique et formé de cellules courtes ; il est traversé par des canaux aérifères assez petits relativement à ceux très grands qui se rencontrent dans le parenchyme central incolore. C'est donc, comme l'a fait remarquer Warming, une structure de plante hygrophile, qui con-

traste avec ce qu'on observe d'ordinaire dans les plantes des marais salés.

L'espèce de l'intérieur, *T. palustre* L., est, du reste, encore plus lacuneuse ; les canaux aérifères du centre sont énormes et occupent presque toute cette région ; le tissu palissadique, formé de cellules plus allongées, est également beaucoup plus lâche, les canaux aérifères atteignant presque l'épiderme et étant séparés les uns des autres par 1-2 épaisseurs de cellules. Il y a donc bien, dans l'espèce littorale, une légère réduction des lacunes, par rapport à l'espèce continentale, mais c'est en somme peu de chose (1).

JONCÉES

Juncus maritimus L.

Plante vivace des marais salés, mais s'avançant plus ou moins dans l'intérieur.

Les feuilles sont à peu près cylindriques et ont la structure que Duval-Jouve [1871] a indiquée comme caractéristique de ce groupe.

L'épiderme est formé de petites cellules à membrane externe très épaisse et à forte cuticule ; les stomates sont à peine enfoncés. Le tissu chlorophyllien est périphérique et formé d'une grande épaisseur de petites cellules oblongues très serrées ; il est interrompu par places par des îlots sous-épidermiques de fibres sclérifiées et passe insensiblement dans la profondeur à un parenchyme incolore, formé extérieurement de cellules arrondies et vers le centre de cellules étoilées. Les faisceaux, disposés irrégulièrement à une profondeur variable, sont entourés d'une gaine de cellules arrondies et plus intérieurement d'une gaine lignifiée.

Cette structure est, du reste, répandue dans un grand nombre d'espèces du genre et n'a rien de particulièrement halophile.

(1) Les Monocotylédones marines, *Zostera* et autres, ont, du reste, une structure de plantes aquatiques et nullement d'halophytes (*Cf.* Sauvageau [1891] en particulier).

CYPÉRACÉES

Cyperus schœnoides Griseb.

Plante vivace des sables maritimes de la Méditerranée.

Je renverrai aux descriptions de Duval-Jouve [1876] et de Warming [1897]. Je rappelle que la feuille est épaisse, concave en dessus et nettement bifaciale. L'épiderme supérieur, dépourvu de stomates, a des cellules à membrane externe assez épaisse (nullement bulliformes comme le dit Duval-Jouve) ; l'épiderme inférieur, pourvu de stomates enfoncés, est formé de cellules à membrane externe plus épaisse, plus cutinisée. Les faisceaux, localisés à la face inférieure, sont entourés, du dedans au dehors, d'une gaine parenchymateuse (gaine amylifère de Warming) de cellules assez grosses, isodiamétriques, pas toujours nette dans les faisceaux profonds, puis d'une gaine de petites cellules lignifiées, et enfin d'une assise de cellules palissadiques allongées, rayonnantes. La partie centrale et supérieure de la feuille est occupée par un tissu aquifère clair, à grandes cellules et à très petits méats (1).

GRAMINÉES

Cette famille comprend dans la flore littorale un grand nombre d'espèces habitant les stations les plus diverses, depuis les sables des dunes jusqu'aux vases salées recouvertes à chaque marée. L'impossibilité de réunir un nombre suffisant d'espèces m'a obligé à les laisser à peu près de côté ; du reste, la structure de la feuille de ces plantes est assez bien connue, outre les travaux d'ensemble (2), par les recherches plus spéciales de Duval-Jouve [1870, 1875], Tschirsch [1882], Giltay [1886],

(1) Warming [1891] a figuré la feuille de *Carex arenaria* L., plante vivace des sables maritimes et aussi de l'intérieur ; elle est isolatérale à mésophylle serré et chlorophyllien, à l'exception de groupes de cellules plus grosses, claires, situés entre les nervures qui sont plus ou moins accompagnées de sclérenchyme ; les stomates ne sont pas enfoncés ; les cellules épidermiques ont une membrane externe assez épaisse, finement cutinisée.

(2) Je ne cite pas ici ces travaux d'ensemble, dans lesquels on pourra cependant trouver aussi quelques renseignements sur les Graminées littorales.

Erikson [1896] et Warming [1890, 1891, 1897]; on trouvera dans ces divers auteurs la description et souvent la figure de beaucoup de nos Graminées littorales. La structure de ces plantes est, comme on sait, très spéciale, et peut être difficilement comparée à celle des autres plantes, au point de vue de ses rapports avec les conditions d'existence en particulier. Je signalerai simplement, pour n'avoir plus à y revenir ultérieurement, les principaux types qui se trouvent réalisés dans les quelques espèces que j'ai pu étudier.

Certaines espèces, telles que *Lagurus ovatus* L. et *Hordeum maritimum* With., qui, du reste, se trouvent fréquemment en dehors de la zone littorale, ont des feuilles planes, larges, sans sillons, minces, à poils plus ou moins abondants; les membranes externes des cellules épidermiques sont minces et les stomates non enfoncés ; le mésophylle est formé de cellules arrondies, chlorophylliennes.

La plupart des espèces psammophiles, *Psamma arenaria* R. et Sch., *Elymus arenarius* L., etc., ont des feuilles à face supérieure creusée de sillons longitudinaux plus ou moins profonds, avec cellules bulliformes parfois bien développées ; on attribue à ces cellules un rôle dans l'enroulement de la feuille ; en réalité, elles se rencontrent souvent aussi dans des espèces à feuilles planes ; Molliard [1904] les considère comme ayant un rôle aquifère. Les sillons se trouvent également, plus ou moins indiqués, dans *Kœleria villosa* Pers., *Sphenopus Gouani* Trin., *Lepturus filiformis* Trin., *Scleropoa loliacea* Gr. et G., etc., des sables maritimes ou des terres salées ; dans ces diverses espèces, le tissu chlorophyllien est formé de cellules arrondies ou courtes, occupant à peu près tout le mésophylle, à l'exception des bandes de sclérenchyme plus ou moins considérables ; les stomates, généralement enfoncés, sont d'ordinaire localisés à la face supérieure dans les sillons, où ils sont souvent protégés par des poils, mais ils existent parfois aussi à la face inférieure ; l'épaississement des membranes externes des cellules épidermiques est plus ou moins fort suivant les cas ; plusieurs de ces plantes présentent un revêtement cireux (*Elymus*, etc.),

Les *Glyceria*, représentés dans les marais salés par plusieurs

espèces fortement halophiles, ont des feuilles pliées ou enroulées, à sillons de la face supérieure faibles ou peu nombreux, mais assez épaisses et à tissu chlorophyllien bien développé, formé de cellules palissadiques courtes, au moins dans la zone externe.

Un type de structure plus différenciée est donné par le *Sporobolus pungens* Kth. des sables maritimes, et l'*Æluropus littoralis* Parl. des vases salées (1); les nervures sont entourées (en dehors de la gaine de soutien répandue dans un grand nombre de genres) par une gaine de grosses cellules chlorophylliennes (gaine verte des auteurs), puis par 1-2 assises de cellules palissadiques rayonnantes assez courtes ; entre les cellules bulliformes du fond des sillons et l'épiderme inférieur, se trouvent quelques cellules assez grandes, aquifères ; l'épiderme, plus ou moins papilleux, a des membranes épaisses et fortement cutinisées ; les stomates, assez enfoncés, se trouvent sur les deux faces, mais surtout à la face supérieure (2). Ce type de structure se rencontre d'ailleurs dans un certain nombre d'autres genres.

Le *Spartina stricta* Roth est une plante vivace des vases salées et se trouve même généralement dans des stations atteintes par la mer à chaque marée ; c'est donc une espèce extrêmement halophile ; la structure de la feuille (fig. 52), tout en présentant quelques particularités, est loin d'avoir des caractères aussi différenciés dans le sens halophile que ne le ferait supposer un tel genre de vie. Voici en quelques mots la structure que j'ai observée et qui diffère en certains points de celle figurée par Duval-Jouve [1875] et Harshberger [1909]. La feuille offre à la face supérieure des côtes assez fortes, plates en dessus. Les cellules de l'épiderme supérieur, petites, ont une membrane externe épaisse à petites protubérances ; les stomates, enfoncés, sont localisés sur les flancs ; le fond des sillons est occupé par des cellules plus grosses, à membrane externe un peu plus mince, constituant des cellules bulliformes

(1) La var. *repens* Coss. et Dur. s'avance sur les bords des chotts de l'Afrique du Nord jusque dans des terres fortement salées, presque sans végétation.

(2) Voir notamment pour ces plantes Duval-Jouve [1875] qui les figure et Holm [1902].

rudimentaires ; l'épiderme inférieur est formé de cellules plus grandes, à membranes plus épaissies, et est dépourvu de stomates. A chaque côte correspondent deux îlots de sclérenchyme peu développés, un sous chaque épiderme. Les nervures sont entourées d'une gaine de cellules lignifiées, épaissies ou minces, suivant le cas, et plus extérieurement d'une gaine de grosses cellules chlorophylliennes ; cette dernière est formée d'une seule assise sur les flancs ; ailleurs, elle se prolonge par des cellules analogues jusqu'aux îlots de sclérenchyme ; la chlorophylle manque du reste souvent, surtout à la face inférieure. Dans la région correspondant aux sillons, le tissu entre les deux épidermes est formé de cellules arrondies, peu ou pas chlorophylliennes (1) ; le reste est formé de 1-2 assises palissadiques courtes, localisées par conséquent sur le flanc des côtes. Le *S. alterniflora* Lois. est du même type ; le *S. versicolor* Fabre, figuré par Duval-Jouve [1870], est au contraire un peu différent.

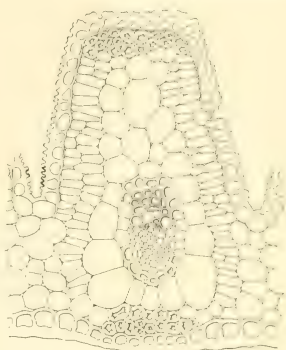


Fig. 52. — *Spartina stricta.* — Coupe transversale de la feuille. — Gr. 220.

Le *Stenotaphrum americanum* Schr., plante américaine naturalisée sur la côte du Sud-Ouest, a des feuilles pliées et assez particulières ; j'en donne ici la description, qui complétera ainsi celle de Warming [1897]. L'épiderme supérieur a des cellules bombées, à membrane externe peu épaisse ; celles de l'épiderme inférieur sont planes et ont une membrane externe plus épaisse ; les stomates, plus abondants à la face supérieure, sont enfoncés. Toute la moitié inférieure du mésophylle est formée de grosses cellules polygonales aquifères, sans chlorophylle, à petits méats ; les cellules situées entre les nervures et l'épiderme supérieur sont également souvent claires, mais moins grosses que les précédentes ; le reste du mésophylle est formé de cel-

(1) A la base de la feuille et dans la gaine foliaire, ces cellules sont remplacées par une lacune assez considérable.

lules chlorophylliennes, arrondies ou un peu allongées, surtout autour des nervures, mais non rayonnantes ; le sclérenchyme est représenté seulement par de petits îlots sous-épidermiques correspondant à quelques-unes des nervures ; ces dernières sont entourées d'une gaine de cellules claires (au moins sur les individus que j'ai examinés) à membranes un peu épaissies et lignifiées. La région de la nervure principale est remarquable par le grand développement du tissu incolore et la réduction du tissu vert ; le faisceau est accompagné à la face inférieure d'un fort amas de sclérenchyme ; l'épiderme supérieur est formé de cellules bulliformes.

GNÉTACÉES

Ephedra distachya L.

Plante vivace des sables maritimes, dunes, etc., à feuilles rudimentaires, comme d'ailleurs les autres espèces. Warming [1897] en a indiqué les principaux caractères (1).

La tige est un peu anguleuse, très légèrement cireuse. Les cellules épidermiques ont une membrane externe très épaisse, à très forte cuticule, surtout dans les côtes ; certaines sont dédoublées ; les stomates sont placés au fond de puits assez profonds et étroits ; les cellules stomatiques, assez grosses, ont des membranes épaissies et sont accompagnées de cellules annexes également enfoncées.

Le tissu palissadique est formé de 3-4 assises de cellules allongées, très serrées, et passe insensiblement à une zone de parenchyme incolore, à cellules plus grosses, polygonales, également serrées.

Le tissu conducteur est d'abord formé de 8 faisceaux puis d'un anneau continu libéroligneux à éléments disposés régulièrement en files radiales et assises concentriques. La moelle est constituée par de grosses cellules à la fin sclérifiées.

Le tissu de soutien, bien développé, se compose d'îlots de

(1) La structure est d'ailleurs assez semblable, par exemple dans *E. helvetica* C. A. Mey., *E. alata* Dcne, *E. Alte* C. A. Mey, etc... Voir au sujet de ces plantes Volkens [1887], Maury [1887], Kirchner, Loew und Schroeter [1904-1908], etc...

fibres sclérifiées à membranes très épaisses ; ces îlots se rencontrent sous l'épiderme, où ils correspondent aux côtes et interrompent plus ou moins le tissu vert, dans le parenchyme incolore et enfin en dehors des faisceaux primitifs. La structure n'est guère modifiée par la culture.

Les feuilles sont réduites à une courte gaine terminée par deux dents opposées ; l'épiderme supérieur a des cellules aplaties, à membrane externe assez épaisse mais peu cutinisée ; l'épiderme inférieur est formé de cellules plus grosses, un peu bombées, à membrane externe et à cuticule plus fortes ; les stomates, enfoncés, sont moins nombreux à la face supérieure ; le mésophylle est formé de cellules polygonales, outre les fibres de sclérenchyme localisées à la face supérieure ; vers les bords il est composé de cellules à membranes épaisses quoique cellulosiques ; le système conducteur est formé de 2 faisceaux.

Les cotylédons, assez épais, sont peu différenciés, sauf au point de vue de l'épiderme, qui est constitué par de petites cellules à membrane externe épaissie et porte des stomates enfoncés ; le parenchyme, homogène, est formé de cellules arrondies ou ovoïdes, pas très serrées, assez grandes sauf autour des deux faisceaux.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE GÉNÉRALE DES CARACTÈRES

Les plantes précédemment étudiées appartiennent, comme on a pu voir, à des stations très variées; avant de passer en revue leurs caractères, il convient donc d'établir quelques distinctions entre les différentes flores littorales, distinctions indispensables par suite de la diversité parfois très grande des conditions d'existence des plantes dans ces stations; il est en effet impossible de ne pas séparer, par exemple, les plantes des sables de celles des marais; le point commun entre les diverses flores littorales serait la salure, si on ne savait actuellement que cette salure est loin d'être aussi intense partout et qu'elle peut même être insignifiante.

La flore littorale occupe trois catégories principales de terrains : les sables, les rochers et falaises, les marais; ces trois catégories peuvent à leur tour se subdiviser; il sortirait du cadre de ce travail d'énumérer toutes ces différentes zones; il me suffira de distinguer :

1° Dans la région des sables :

a) les plages, à flore du reste très restreinte et composée d'espèces assez spéciales; la salure ne semble pas y être très considérable, mais elle est cependant plus forte que dans la zone suivante; les espèces continentales sont fort peu nombreuses;

b) les dunes, reliées insensiblement à la zone précédente par le haut des plages, présentant du reste des facies multiples, mais caractérisées par une teneur en sel extrêmement faible et différant en somme fort peu des sables de l'intérieur; cette zone, beaucoup plus riche, s'étend parfois fort avant dans les terres et renferme un grand nombre de plantes continentales.

2° Dans la région des rochers et falaises :

a) les rochers et les galets exposés plus ou moins aux embruns et portant une végétation de plantes bien caractéristiques;

b) le haut des falaises, où, à côté de plantes spéciales, telles que quelques *Statice*, *Armeria*, etc., se rencontrent déjà beaucoup d'espèces de l'intérieur ; il est à remarquer que sur le sommet des falaises, même quand elles sont relativement basses, comme dans l'Ouest, la flore est presque entièrement continentale et que les cultures arrivent jusqu'à quelques mètres du bord ; cette zone contient un grand nombre d'espèces qui, tout en étant plus communes sur le littoral, se rencontrent aussi dans l'intérieur.

3° Dans les lieux humides salés ;

a) les vases et les marais salés proprement dits ; c'est là certainement la zone halophile par excellence ; elle est parfois très étendue et porte une flore très particulière avec peu d'espèces continentales ; elle est souvent submergée par l'eau salée ;

b) les prairies humides d'un niveau plus élevé et en général les régions non atteintes directement par la mer, qui établissent la transition avec la flore de l'intérieur.

Ces six zones, qui, bien entendu, passent les unes aux autres, diffèrent notablement par la salure ; la zone des vases et marais salés présente une teneur en sel relativement forte ; celles des rochers et des plages sont déjà beaucoup moins salées et ne sont pas en contact direct avec l'eau de mer ; les trois autres sont à peine salées et en tous cas à un degré insuffisant pour en exclure la flore continentale ; celle des dunes, la mieux individualisée, est remarquable avant tout par sa nature physique et sa flore psammophile.

Je vais donc passer en revue les principaux caractères des plantes étudiées dans la première partie, en tenant compte, s'il y a lieu, des différences de station.

I. — DURÉE DE LA VIE ET ASPECT EXTÉRIEUR.

La proportion relative des plantes annuelles est très différente suivant les stations.

Dans les marais salés, les plantes vivaces sont en majorité :

Frankenia lævis	Artemisia gallica
Spergularia marginata	— maritima
Inula crithmoides	Glaux maritima

Plantago crassifolia	Salicornia fruticosa
— maritima	Arthrocnemum macrostachyum
Statice Limonium (et autres)	Suæda fruticosa
Armeria maritima	Triglochin maritimum
Atriplex portulacoides	Juncus maritimus, etc...

Il faut y ajouter plusieurs Graminées (*Glyceria*, *Æluropus*, *Spartina*, etc.), ainsi que presque toutes les plantes désertiques des chotts et sebkhas que j'ai étudiées.

Les espèces annuelles sont au contraire peu nombreuses :

Frankenia pulverulenta	Salsola Soda
Atriplex littoralis	Suæda maritima
Salicornia herbacea	

Quelques espèces moins caractéristiques (*Lepidium ruderale*, *Hutchinsia procumbens*, etc.) sont également annuelles. Les plantes bisannuelles sont représentées par *Cochlearia anglica* et *Aster Tripolium*, ce dernier souvent vivace.

Les plantes des rochers et des galets sont à peu près toutes vivaces (à l'exception du *Beta maritima* bisannuel et de quelques variétés littorales d'espèces continentales annuelles) :

Crambe maritima	Lathyrus maritimus
Frankenia lævis	Crithmum maritimum
Silene maritima	Plantago macrorhiza
Spergularia Lebeliana	Statice Dodartii (et autres)
Polycarpon peploides	Armeria ruscinonensis, etc...

On peut y ajouter quelques espèces qui se rencontrent aussi dans les marais salés.

Les plages présentent à la fois des espèces annuelles (*Cakile maritima*, *Matricaria maritima*, *Atriplex crassifolia*, *Salsola Kali*, etc.) et des espèces vivaces (*Silene Thorei*, *Honckenya peploides*, *Eryngium maritimum*, *Echinophora spinosa*, *Galium arenarium*, *Artemisia crithmifolia*, *Convolvulus Soldanella*, *Polygonum maritimum*, *Euphorbia Paralias*, etc.).

Dans les dunes et les sables plus ou moins éloignés de la mer, les espèces annuelles sont aussi nombreuses que les espèces vivaces; cette forte proportion de plantes annuelles se retrouve du reste d'ordinaire dans la flore psammophile continentale.

On a souvent indiqué comme caractéristique de la végétation littorale la réduction de la taille. Les plantes ligneuses (1) sont

1) Les arbustes ou arbrisseaux sont représentés par quelques espèces seu-

évidemment assez rares parmi les halophytes typiques ; elles sont surtout représentées dans les régions désertiques salées et dans les marais ; la taille n'est du reste pas relativement très considérable (*Frankenia lævis*, *Zygophyllum album*, *Inula crithmoides*, *Salicornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Suæda fruticosa*, etc.). En général, les espèces de petite taille sont à peu près aussi nombreuses que les grandes plantes, sauf cependant dans la zone des dunes où elles sont en majorité ; de plus, les variétés littorales d'espèces de l'intérieur sont d'ordinaire plus petites que le type correspondant. Les plantes couchées, parfois étroitement appliquées contre le sol, ne se rencontrent abondamment que dans les sables (plages et dunes). Les coussinets ne se trouvent que chez quelques espèces des rochers et des falaises, souvent peu halophiles du reste.

On a aussi souvent insisté sur la position des feuilles, dressées, de profil, imbriquées, ondulées, etc., considérée comme protection contre une trop forte insolation ; en réalité, ce sont de simples cas particuliers, rarement réalisés, à l'exception toutefois de la position dressée, assez fréquente, bien qu'un très grand nombre de plantes littorales aient des feuilles plus ou moins étalées.

La réduction de la surface foliaire est un caractère plus général, bien que souffrant aussi pas mal d'exceptions; les plantes à feuilles petites sont en majorité dans les diverses stations; les variétés littorales ont de plus, en général, des feuilles plus petites que les types continentaux correspondants ; cette réduction coïncide du reste souvent avec la carnosité. La diminution de la surface est loin d'être aussi intense que dans certaines flores xérophiles méditerranéennes ou que dans la flore désertique ; les feuilles repliées en dessous sont rares : *Polygonum maritimum*, *Helichrysum Stæchas* (plante xérophile méditerranéenne), *Galium verum* var. *littorale* (cette disposition se rencontre déjà dans le type), *Galium neglectum;* les types éricoïde (*Frankenia*) et cupressoïde (*Tamarix*), de même que le

lement : *Atriplex Halimus*, *Passerina hirsuta*, *Tamarix anglica*, etc..., plus quelques plantes des dunes non étudiées ici.

type *Salicornia*, sont avant tout des caractères d'ordre systématique; il en est de même du cas de l'*Ephedra distachya*, qui est le seul exemple de suppression presque complète du feuillage, alors que de tels faits sont fréquents dans la flore désertique et en rapport plus direct alors avec les conditions d'existence. Une autre différence avec les flores méditerranéennes et désertiques résulte de la rareté des plantes à feuilles épineuses, représentées sur le littoral par quelques espèces psammophiles seulement (*Eryngium maritimum*, *Echinophora spinosa*, *Salsola Kali*).

II. — Carnosité.

La carnosité n'est pas également réalisée dans toutes les plantes de la flore littorale ; elle est du reste très variable et on a tous les intermédiaires entre les espèces à feuilles plates un peu épaissies et celles à feuilles cylindriques.

Les plantes des marais salés présentent souvent une carnosité intense :

Spergularia marginata
Inula crithmoides
Plantago crassifolia
Suæda fruticosa
— maritima
Salsola Soda
Salicornia herbacea
— fruticosa
Arthrocnemum macrostachyum

D'autres sont un peu moins charnues :

Hutchinsia procumbens
Cochlearia anglica
Aster Tripolium
Artemisia gallica
— maritima
Glaux maritima
Plantago maritima
Atriplex portulacoides
— littoralis

Les seules plantes à feuilles minces, ou tout au moins ne présentant pas de carnosité proprement dite, sont l'*Armeria maritima*, les *Statice*, les *Frankenia* et les Monocotylédones.

La carnosité se rencontre fréquemment aussi dans la tige, à des degrés divers du reste, en particulier dans *Spergularia marginata*, *Salsola Soda*, etc.

Les plantes désertiques d s terres salées sont fréquemment charnues : *Tetradiclis Eversmanni*, *Zygophyllum album*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola tetragona*, *Traganum nudatum*,

et même jusqu'à un certain point *Limoniastrum Guyonianum*, ce qui contraste avec la rareté de la carnosité dans le reste de la flore désertique.

Les plantes caractéristiques des rochers et galets maritimes, à l'exception de *Lathyrus maritimus*, *Armeria ruscinonensis* et des *Statice*, ont presque toutes des feuilles nettement charnues, quoique à un degré moindre que les plantes des marais salés :

Crambe maritima Silene maritima Spergularia Lebeliana Polycarpon peploides	Crithmum maritimum Plantago macrorhiza Beta maritima, etc.

Il en est souvent de même des variétés qu'ont dans cette zone les plantes continentales :

Lotus corniculatus Senecio vulgaris Hyoseris radiata	Plantago Coronopus Atriplex hastata

Ici aussi la carnosité peut s'étendre à la tige (*Spergularia Lebeliana*, *Lotus*, *Crithmum*, *Beta*).

Les plantes des plages, à l'exception de quelques espèces (*Galium arenarium*, *Eryngium maritimum*, *Polygonum maritimum*) à feuilles seulement un peu épaisses, ont généralement des feuilles plus ou moins charnues, mais moins que les plantes des marais :

Cakile maritima Silene succulenta Honckenya peploides Echinophora spinosa Matricaria maritima	Artemisia crithmifolia Convolvulus Soldanella Heliotropium curassavicum Salsola Kali

La carnosité est parfois assez faible : *Silene Thorei*, *Atriplex crassifolia*, *Euphorbia Paralias*. Comme dans les cas précédents, elle atteint fréquemment la tige, notamment dans *Honckenya peploides*.

La zone des dunes, en dehors de quelques espèces qui lui sont communes avec les plages, contient au contraire fort peu d'espèces charnues et encore à carnosité faible :

Silene nicæensis — sericea Diotis candidissima	Linaria arenaria — thymifolia — pedunculata

Les très nombreuses espèces qui la couvrent, même les plus

caractéristiques, ont presque toutes des feuilles minces ou un peu épaissies, mais nullement charnues.

Enfin les espèces du haut des falaises et des parties élevées des prairies, et en général celles des autres zones peu ou pas salées de la région littorale ne présentent aucune trace de carnosité, à l'exception de *Cochlearia danica* qui se trouve du reste dans des stations assez diverses au point de vue de la salure.

On voit, en somme, que la carnosité n'est guère réalisée que dans les stations les plus salées et qu'elle atteint son maximum dans les marais où la salure est justement la plus intense ; il y a donc une relation entre la salure du sol et la carnosité, au moins pour un grand nombre de plantes, mais non, bien entendu, d'une façon absolue.

Cette carnosité, quand elle est bien prononcée, résulte de l'hypertrophie plus ou moins forte des cellules, qui ont alors des dimensions considérables ; tantôt l'épiderme et le mésophylle en entier, tantôt le mésophylle seul, sont formés de grosses cellules ; souvent l'hypertrophie n'atteint qu'une partie du mésophylle, différenciée alors plus ou moins en tissu aquifère, le tissu palissadique étant formé de cellules petites ou grandes, mais non aussi énormes ; le contraire ne se produit guère que dans la variété d'*Hyoseris radiata*. Ces grosses cellules sont d'ordinaire isodiamétriques, sauf dans le cas des tissus palissadiques. Voici la liste des espèces qui présentent un mésophylle partiellement ou totalement formé de très grosses cellules :

Cakile maritima
Crambe maritima
Cochlearia anglica
— danica
Spergularia marginata
— Lebeliana
Honckenya peploides
Polycarpon peploides
Zygophyllum album
Tetradiclis Eversmanni
Crithmum maritimum
Echinophora spinosa
Aster Tripolium
Inula crithmoides
Hyoseris radiata var.
Plantago crassifolia
— maritima
— Coronopus var.
Atriplex portulacoides
Salicornia herbacea
— fruticosa
Arthrocnemum macrostachyum
Halocnemum strobilaceum
Salsola Kali
— Soda
— tetragona
Traganum nudatum
Suæda fruticosa.
— maritima
Cyperus schœnoides (1)

(1) Ce dernier n'a cependant pas des feuilles à proprement parler charnues.

Les autres espèces charnues mentionnées antérieurement ont habituellement aussi des cellules plus grosses que les plantes ordinaires, mais n'atteignant pas les dimensions des précédentes.

Outre la grosseur plus ou moins considérable de leurs cellules, les plantes charnues sont remarquables par le nombre toujours assez grand des assises qui composent le mésophylle ; ce caractère suffit dans bien des cas à donner déjà une certaine épaisseur à la feuille.

Dans les tiges, la carnosité provient d'ordinaire du grand nombre d'assises corticales, mais parfois aussi de l'hypertrophie des cellules (*Honckenya peploides*, etc...).

Par suite de la carnosité, il existe parfois d'assez grandes ressemblances entre la structure des feuilles de plantes appartenant à des familles éloignées, *Honckenya* et *Inula crithmoides*, *Spergularia* et *Suæda* (1), par exemple.

III. — Structure générale de la feuille.

L'isolatéralité est considérée, notamment par Warming [1897], comme très fréquente dans la flore littorale. Il est parfois assez difficile de se faire une opinion précise là-dessus, à cause des nombreux cas intermédiaires entre la structure isolatérale et la structure bifaciale, et des variations qu'on rencontre aussi dans une même espèce. Il semble cependant exact que la structure isolatérale, nette ou seulement à l'état de tendance, se trouve plus fréquemment réalisée, au moins dans les zones les plus halophiles.

Dans les marais salés, *Aster Tripolium*, *Inula crithmoides*, *Plantago crassifolia*, *P. maritima*, *Atriplex portulacoides* (2) ont des feuilles isolatérales ; *Atriplex littoralis* a une structure intermédiaire, ainsi que les *Statice* ; *Cochlearia anglica*, *Fran-*

(1) Voir à ce sujet Warming [1897].

(2) Il faut y ajouter les plantes à feuilles plus ou moins cylindriques, qui offrent un cas particulier de la structure isolatérale : *Spergularia marginata*, *Artemisia gallica*, *A. maritima*, *Salsola Soda*, les *Suæda*, *Triglochin maritimum*, *Juncus maritimus*, et les espèces désertiques telles que *Zygophyllum album*, *Limoniastrum Guyonianum*, etc.

kenia pulverulenta (1), *Glaux maritima*, *Armeria maritima* ont des feuilles bifaciales.

De même, dans les rochers, à côté d'espèces isolatérales telles que *Crambe maritima*, *Spergularia Lebeliana*, *Crithmum maritimum*, etc..., se rencontrent des espèces intermédiaires, *Silene maritima*, *Lathyrus maritimus*, *Armeria ruscinonensis*, les *Statice*, *Beta maritima*, *Atriplex hastata* var. *salina*, etc..., et peu d'espèces bifaciales, *Polycarpon peploides* et *Hyoseris radiata* var.

Les plantes caractéristiques des plages, à l'exception de *Galium arenarium* et *Convolvulus Soldanella*, qui ont déjà du reste une tendance à l'isolatéralité, présentent la structure isolatérale à peu près complète :

Cakile maritima	Artemisia crithmifolia
Silene Thorei	Heliotropium curassavicum
— succulenta	Atriplex crassifolia
Honckenya peploides	Salsola Kali
Eryngium maritimum	Polygonum maritimum
Echinophora spinosa	— Rayi
Matricaria maritima	Euphorbia Paralias (2)

Dans les plantes de la région des sables plus éloignés de la mer, des dunes mobiles ou fixes, etc., on rencontre à la fois des espèces à feuilles bifaciales et des espèces à feuilles plus ou moins isolatérales, ces dernières un peu plus nombreuses.

Enfin, dans les autres parties de la région maritime, on rencontre également les deux structures.

La structure isolatérale est donc en général plus commune que la structure bifaciale sur le littoral, surtout dans les régions salées ; il est à remarquer que la disposition bifaciale, fréquente dans les plantes psammophiles des dunes, manque à peu près dans les plantes psammophiles des plages ; on a fait souvent intervenir la réverbération de la lumière sur le sable nu (3) ; il

(1) Les *Frankenia* à feuilles fortement recourbées en dessous sur les bords, ainsi du reste que toutes les plantes analogues, sont dans une situation particulière ; bien que bifaciales morphologiquement, les feuilles sont, au point de vue de la lumière et du tissu palissadique, dans le même cas que des feuilles isolatérales.

(2) Ce dernier pour le mésophylle seulement, les deux épidermes étant très différents.

(3) Pour les plantes à feuilles non dressées.

semble y avoir aussi une certaine relation avec la salure (voir l'Introduction).

J'ajoute, du reste, que si certaines espèces continentales bifaciales présentent dans les stations littorales des variétés plus ou moins isolatérales, il n'en est pas toujours ainsi (*Erodium Cicutarium*, *Geranium Robertianum*, *Medicago Lupulina*, *Trifolium arvense*, *Galium verum*, *Senecio vulgaris*, *Linaria striata*, etc., dont les feuilles restent bifaciales).

IV. — Épiderme.

Les caractères de l'épiderme et de ses dépendances sont d'ordinaire considérés comme en rapport avec les conditions d'existence ; on a notamment beaucoup insisté sur l'épaississement de la cuticule, le développement des poils, l'enfoncement des stomates, etc..., envisagés comme moyens de protection contre l'excès de transpiration ; pour Schimper, ces divers caractères xérophiles se retrouvent dans les halophytes. On a également attribué à l'épiderme un rôle aquifère (voir à ce sujet Heinricher [1887]) ; c'est le cas, dans la flore littorale, de *Mesembryanthemum crystallinum* (subdésertique), ainsi que des diverses espèces charnues à grosses cellules épidermiques ; quelques espèces non charnues ont également des cellules épidermiques relativement grosses : *Astragalus bayonensis*, *Lotus creticus*, *Euphorbia Peplis*, *Polygonum maritimum* ; les grosses cellules signalées chez les Crucifères au milieu de cellules épidermiques plus petites (Heinricher) se retrouvent aussi dans la flore littorale (*Hutchinsia*, *Lepidium*, *Cochlearia*), mais sans atteindre le développement signalé par Volkens [1887] dans *Malcolmia ægyptiaca*.

1. *Membrane externe et cuticule.*

La membrane externe n'est fortement bombée que dans quelques espèces psammophiles : *Astragalus bayonensis*, *Medicago marina*, *Plantago arenaria*, les *Polygonum*, *Euphorbia Paralias* (épiderme supérieur seulement), *E. Peplis*, etc..., et quelques Salsolacées des marais salés littoraux ou désertiques.

D'ordinaire elle est plane ou légèrement bombée. La striation et les plissements sont rares.

Les plantes des marais salés (1) ont parfois des membranes assez épaissies :

Inula crithmoides	Salsola Soda
Plantago crassifolia	Suæda fruticosa
Statice Limonium (et autres)	Triglochin maritimum
Armeria maritima	Juncus maritimus, etc.
Arthrocnemum macrostachyum	

Cet épaississement est d'ailleurs rarement très considérable, et la plupart des plantes de cette zone ont des membranes minces ou seulement légèrement épaissies. L'épaississement est souvent beaucoup plus considérable dans celles de ces plantes qui habitent les régions désertiques (*Zygophyllum*, *Limoniastrum*, etc...)

Dans les plantes des rochers maritimes, l'épaississement est d'ordinaire très faible, à l'exception de quelques espèces telles que l'*Armeria ruscinonensis* et les *Statice* ; il n'est jamais bien considérable.

La proportion d'espèces à membranes épaissies est plus forte dans les plantes des plages *Silene Thorei*, *Galium arenarium*, *Matricaria maritima*, *Polygonum maritimum*, *P. Rayi*, et surtout *Eryngium maritimum*, *Echinophora spinosa*, *Artemisia crithmifolia*, *Euphorbia Paralias* (épiderme inférieur) ; à côté de cela des plantes telles que *Cakile maritima*, *Silene succulenta*, *Honckenya peploides*, *Convolvulus Soldanella*, *Heliotropium curassavicum*, *Atriplex crassifolia*, etc..., ont des membranes minces ou peu épaissies.

Les plantes des dunes présentent peu de cas d'épaississement très fort (*Dianthus gallicus* et *Ephedra distachya*), et quelques cas d'épaississement assez fort (*Polygala dunensis*, *Crucianella maritima*, les *Linaria*, *Euphorbia Peplis*, *Cyperus schœnoides*, *Carex arenaria*, les Graminées, etc..), mais la plupart des espèces de cette zone ont des membranes minces ou peu épaissies.

Il en est de même des plantes des autres parties de la flore littorale, à l'exception des xérophiles méditerranéennes qui

(1) Les *Frankenia* ont des membranes épaisses à l'épiderme supérieur seulement.

ont souvent des membranes très épaisses, notamment *Dianthus catalaunicus*, *Senecio Cineraria* (épiderme supérieur), *Plantago subulata*, *Passerina hirsuta* (épiderme inférieur), etc...

En général, l'épaisseur de la cuticule est en rapport avec l'épaisseur de la membrane externe. Dans la tige la membrane externe et la cuticule sont d'ordinaire un peu plus épaisses que dans la feuille, rarement beaucoup plus.

On voit que les halophiles proprement dites ont en somme assez rarement des cellules épidermiques à membrane externe aussi épaissie que les plantes désertiques et même simplement méditerranéennes; les membranes épaissies sont plus fréquentes dans les plantes des plages que dans celles des rochers et des marais; il semble donc bien que ce caractère soit plus en rapport avec la sécheresse qu'avec la salure; un certain épaississement des membranes externes peut d'ailleurs coexister avec la carnosité (1).

2. *Revêtement cireux et revêtement salin.*

Le revêtement cireux, considéré comme un obstacle à la trop grande transpiration, existe dans un petit nombre d'espèces seulement, quelques-unes des rochers et galets (*Crambe maritima*, *Silene maritima*, *Lathyrus maritimus*), les autres des plages (*Silene Thorei*, *Eryngium maritimum*, *Polygonum maritimum*, *Euphorbia Paralias*) ou des dunes (*Dianthus gallicus*, *Linaria thymifolia*, *Ephedra distachya* et quelques Graminées); il se rencontre aussi dans quelques espèces moins halophiles encore : *Glaucium flavum*, *Dianthus catalaunicus*, *Nitraria tridentata*.

Le revêtement salin, produit par le fonctionnement d'organes spéciaux, se rencontre encore plus rarement : *Frankenia pulverulenta*, *Cressa cretica*, *Limoniastrum Guyonianum*, *Statice pruinosa* ; il est à remarquer que si les deux premières espèces se trouvent aussi sur nos côtes de la Méditerranée, toutes quatre sont des plantes plus ou moins désertiques (2).

(1) A noter en particulier le cas d'*Artemisia crithmifolia*, à feuilles charnues et à membrane externe de l'épiderme très épaisse par rapport aux dimensions des cellules.

(2) Sur le rôle présumé de ces sécrétions voir Volkens [1887] et Marloth [1887].

3. *Poils.*

Le grand développement des poils est généralement considéré comme un caractère xérophile.

Les plantes des marais salés, à l'exception d'*Artemisia gallica* et *A. maritima* qui ont un tomentum bien net, et de quelques plantes à poils courts ou peu nombreux, telles que les *Frankenia* et certaines formes d'*Armeria maritima*, sont remarquablement glabres :

Hutchinsia procumbens	Atriplex littoralis
Cochlearia anglica	Salicornia herbacea
Spergularia marginata	— fruticosa
Aster Tripolium	Arthrocnemum macrostachyum
Inula crithmoides	Salsola Soda
Glaux maritima (1)	Suæda fruticosa
Plantago crassifolia	— maritima
— maritima	Triglochin maritimum
Statice Limonium (et autres)	Juncus maritimus, etc.

Les déserts salés, à côté d'espèces glabres (*Tetradiclis Eversmanni*, *Limoniastrum Guyonianum*, *Halocnemum strobilaceum*, etc...), renferment aussi des plantes pourvues de poils (*Nitraria tridentata*, *Cressa cretica*, *Salsola tetragona*, etc...), mais non des plantes véritablement velues, comme c'est au contraire le cas si souvent dans les autres parties du désert.

Les plantes des rochers et des galets, sauf quelques espèces du reste non velues, sont également glabres :

Crambe maritima	Crithmum maritimum
Silene maritima	Hyoseris radiata var.
Polycarpon peploides	Armeria ruscinonensis (2)
Lotus corniculatus var.	Beta maritima, etc.

Les plantes les plus caractéristiques des plages, à l'exception de certaines formes, à poils du reste très courts, de *Salsola Kali*, sont également glabres (3) :

(1) Avec cependant quelques poils glanduleux courts.

(2) Les *Statice* sont glabres, sauf *Statice pubescens*. Le *Plantago Coronopus* est tantôt glabre, tantôt plus ou moins velu.

(3) On rencontre parfois sur les plages quelques plantes tomenteuses, telles que *Medicago marina*, *Diotis candidissima*, etc., qui appartient plutôt aux sables plus intérieurs.

Cakile maritima	Artemisia crithmifolia
Silene Thorei	Convolvulus Soldanella
Honckenya peploides	Heliotropium curassavicum
Eryngium maritimum	Polygonum maritimum
Echinophora spinosa	— Rayi
Galium arenarium	Euphorbia Paralias, etc.
Matricaria maritima	

Cependant *Echinophora spinosa* et *Galium arenarium* portent quelques poils très courts isolés ; *Convolvulus Soldanella* a de très petits poils glanduleux, peu nombreux.

Dans la flore des dunes, au contraire, à côté de plantes glabres, telles que *Dianthus gallicus*, *Linaria thymifolia*, *Euphorbia portlandica*, *E. Peplis*, *Ephedra distachya*, etc..., ou à poils très peu nombreux, comme *Polygala dunensis*, *Herniaria ciliata*, *Medicago littoralis*, *Crucianella maritima*, *Omphalodes littoralis*, etc..., il existe un très grand nombre d'espèces plus ou moins poilues (1), plusieurs même fortement velues ou tomenteuses comme :

Mathiola sinuata	Medicago marina
— tricuspidata	Lotus creticus
Malcolmia littorea	Orlaya maritima
— parviflora	Diotis candidissima
— confusa	Hieracium eriophorum
Alyssum arenarium	Ambrosia maritima, etc.
Astragalus bayonensis	

Il en est de même parmi les plantes moins spéciales à la flore littorale, surtout parmi les xérophiles méditerranéennes ; les espèces plus ou moins velues sont nombreuses : *Glaucium flavum*, *Mathiola incana*, *Alyssum maritimum*, *Lavatera arborea*, *L. maritima*, *Astragalus massiliensis*, *Evax pygmæa*, *Helichrysum Stæchas*, *Senecio Cineraria*, *Centaurea sphærocephala*, *Passerina hirsuta*, *P. Tartonraira*, etc.

D'une façon générale, on peut donc dire que la pilosité n'est intense que dans la partie xérophile de la flore littorale et qu'au contraire les plantes nettement halophiles ne la présentent pas (2). Il est à remarquer que la pilosité et la carnosité s'excluent d'ordinaire ; les plantes charnues sont presque tou-

(1) Souvent aussi plus ou moins glanduleuses. Dans cette zone un certain nombre d'espèces continentales sont représentées par des variétés plus velues que le type.

(2) Voir à ce sujet les observations de Warming [1897].

jours glabres ; il n'y a guère que quelques espèces, *Artemisia gallica* et *A. maritima* par exemple, qui aient à la fois des feuilles charnues et nettement tomenteuses ; encore la carnosité y est-elle assez faible ; de même *Diotis candidissima* et *Silene nicæensis* ont des poils et des feuilles un peu charnues.

Le grand développement des poils est également en raison inverse de l'épaisseur de la membrane externe de l'épiderme ; les plantes tomenteuses ont généralement des membranes épidermiques externes assez minces ; il se produit même souvent dans deux espèces voisines une sorte de balancement entre ces deux caractères : *Mathiola sinuata* a des membranes minces et un fort tomentum de poils étoilés, alors que *M. oyensis*, qui n'a pas de poils tecteurs, présente des membranes plus épaisses ; il en est de même pour *Artemisia gallica* et *A. maritima* d'une part, et *A. crithmifolia* d'autre part.

J'ai laissé de côté, dans ce qui précède, les poils aquifères ; ces poils se rencontrent seulement dans un petit nombre d'espèces, appartenant à des stations différentes d'ailleurs : *Silene succulenta*, *Zygophyllum album*, *Mesembryanthemum crystallinum*, *Atriplex Halimus*, *A. crassifolia*, *A. hastata* var., *A. portulacoides* (1) ; les quatre premières sont désertiques ou ont au moins de fortes tendances désertiques ; les autres sont des plantes littorales ; toutes sont susceptibles de vivre dans des terrains fortement salés. La nature de ces poils est d'ailleurs variable suivant les groupes systématiques auxquels ces plantes appartiennent ; dans les *Atriplex*, où ils sont bien développés, ils ne représentent que l'exagération de ce qu'on rencontre dans beaucoup d'espèces du genre. Comme on voit, cette sorte de poils coexiste parfaitement avec une forte carnosité.

4. *Stomates.*

L'enfoncement des stomates est regardé comme une disposition diminuant la transpiration ; cette disposition ne peut être efficace que si elle est suffisamment nette ; assez peu de

(1) L'*A. littoralis*, bien que croissant souvent dans les mêmes stations que l'*A. portulacoides*, est dépourvu de poils aquifères, au moins sur les feuilles ; ils sont petits et rares sur les tiges.

plantes dans la flore littorale présentent des stomates réellement enfoncés (1) ; il y a, du reste, tous les cas intermédiaires entre les stomates situés au fond d'un puits (*Ephedra*, etc...), et les stomates non enfoncés ou même un peu surélevés (certaines plantes tomenteuses) (2).

Les plantes des marais salés ont très rarement des stomates fortement enfoncés (*Arthrocnemum macrostachyum*) ; généralement ils le sont à peine ou pas du tout (3).

Hutchinsia procumbens	Statice Limonium (et autres)
Cochlearia anglica	Armeria maritima
Spergularia marginata	Atriplex portulacoides
Aster Tripolium	— littoralis
Inula crithmoides	Salicornia herbacea
Glaux maritima	Salsola Soda
Plantago crassifolia	Suæda maritima
— maritima	Juncus maritimus

Les régions salées désertiques, à côté de plantes à stomates non enfoncés (*Tetradiclis Eversmanni*, *Cressa cretica*, *Traganum nudatum*), offrent un certain nombre d'espèces à stomates plus ou moins enfoncés (*Zygophyllum album*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola tetragona*, etc...), parfois même très fortement (*Limoniastrum Guyonianum*, scapes de *Statice pruinosa*, etc...).

Les plantes des rochers et galets maritimes n'ont pas des stomates fortement enfoncés ; l'enfoncement existe, peu prononcé du reste, dans quelques espèces seulement : *Crambe maritima*, *Silene maritima*, *Crithmum maritimum*, etc... ; il est nul ou à peu près dans presque toutes :

Spergularia Lebeliana	Plantago Coronopus var.
Polycarpon peploides	— macrorhiza
Lotus corniculatus var.	Statice Dodartii (et autres)
Lathyrus maritimus	Armeria ruscinonensis
Hyoseris radiata var.	Beta maritima

Dans la flore des plages, quelques espèces seulement ont des stomates fortement enfoncés : *Eryngium maritimum*, *Polygonum maritimum*, *P. Raji*, *Euphorbia Paralias* ; quelques-unes

(1) Il s'agit ici de la feuille ; dans les tiges, l'enfoncement est le même ou un peu plus considérable.

(2) Les Graminées des diverses stations ont fréquemment des stomates plus ou moins enfoncés.

(3) Un peu dans les *Frankenia*, *Artemisia gallica*, *A. maritima*, *Salicornia fruticosa*, *Suæda fruticosa*, *Triglochin maritimum*, etc.

les ont seulement un peu enfoncés : *Silene Thorei*, *Convolvulus Soldanella* (fort peu) ; les autres présentent un enfoncement nul ou très faible :

Silene succulenta	Artemisia crithmifolia
Honckenya peploides	Heliotropium curassavicum
Echinophora spinosa	Atriplex crassifolia
Galium arenarium	Salsola Kali
Matricaria maritima	

On voit qu'ici la proportion de plantes à stomates enfoncés est un peu moins faible que dans les marais et les rochers.

Il en est de même dans la zone des sables plus éloignés de la mer et dans les dunes ; quelques espèces présentent un enfoncement considérable : *Dianthus gallicus*, *Euphorbia Pithyusa* et surtout *Ephedra distachya* ; plusieurs ont des stomates assez enfoncés : *Astragalus bayonensis*, *Medicago marina*, *Linaria thymifolia*, *Euphorbia portlandica*, *E. Peplis*, *Cyperus schœnoides*, etc..., parfois très peu : *Medicago littoralis*, *Lotus creticus*, *Crucianella maritima* ; néanmoins il existe une forte majorité d'espèces à stomates non enfoncés, par exemple, pour ne citer que les principales :

Mathiola sinuata	Ononis diffusa
— tricuspidata	Orlaya maritima
Malcolmia littorea	Galium neglectum
— parviflora	Diotis candidissima
— confusa	Hieracium eriophorum
Alyssum arenarium	Ambrosia maritima
Polygala dunensis	Jasione montana var.
Viola sabulosa	Echium maritimum
Silene Otites var.	Omphalodes littoralis
— nicæensis	Linaria arenaria
— sericea	— pedunculata
Herniaria ciliata	Stachys maritima
Erodium Cicutarium var.	Carex arenaria, etc.

Parmi les plantes des autres parties de la flore littorale, la plupart ont des stomates non enfoncés : *Lepidium ruderale*, *Cochlearia danica*, *Sagina maritima*, *Erodium maritimum*, les *Lavatera*, *Trigonella ornithopodioides*, *Crepis bulbosa*, *Lippia repens*, *Atriplex Halimus*, etc... (1) ; les xérophiles méditerranéennes à feuilles velues qui peuvent se rencontrer dans la zone littorale ont généralement des stomates non enfoncés (2) :

(1) Le *Glaucium flavum* a des stomates assez enfoncés.
(2) A l'exception d'*Astragalus massiliensis* et *Passerina Tartonraira*.

Mathiola incana, *Alyssum maritimum*, *Erax pygmæa*, *Helichrysum Stæchas*, *Senecio Cineraria*, *Centaurea sphærocephala*, parfois même surélevés; les espèces glabres, sauf le *Plantago subulata*, ont au contraire souvent des stomates plus ou moins fortement enfoncés (*Dianthus catalaunicus*, *Euphorbia Pinea*, *E. dendroides*).

L'enfoncement des stomates est donc rare dans la flore littorale proprement dite, moins rare cependant dans les plantes psammophiles; c'est un caractère xérophile, plus fréquent dans la flore méditerranéenne et désertique; il est souvent en rapport avec l'épaississement des membranes externes de l'épiderme, mais pas toujours; les plantes charnues ont rarement des stomates très enfoncés (*Arthrocnemum*); de même l'enfoncement des stomates est souvent en raison inverse du développement des poils.

Les feuilles bifaciales ont généralement, comme on sait, des stomates plus abondants à la face inférieure. Les plantes qui présentent une face de la feuille protégée (feuilles enroulées ou imbriquées) ont souvent des stomates localisés sur cette face, inférieure (*Frankenia*, *Helichrysum Stæchas*, etc.) ou supérieure (*Euphorbia Paralias*, *Passerina hirsuta*, etc.).

V. — Espaces intercellulaires.

Peu de plantes de la flore littorale ont une structure réellement lâche; la plus nette à ce sujet est *Triglochin maritimum* qui appartient à une famille de plantes de marais; dans les marais salés, on peut également citer *Aster Tripolium* et *Glaux maritima* où la tige a une écorce plus ou moins lacuneuse; la face inférieure du mésophylle d'*Armeria maritima* est formée de petites cellules arrondies peu serrées (1). Il est intéressant de constater que quelques plantes des plages ont un mésophylle assez peu serré, par exemple *Polygonum maritimum* et *Euphorbia Paralias*.

La plupart des espèces des diverses zones ont une structure moyennement ou très serrée; dans les feuilles bifaciales, le

(1) Le parenchyme étoilé de *Juncus maritimus* est, comme on sait, caractéristique du genre.

tissu lacuneux est généralement peu lacuneux et ne diffère guère du tissu palissadique que par ses cellules plus courtes et moins régulières.

Les espèces à structure très serrée, à méats très petits ou nuls, sont en majorité dans les marais salés, les rochers et surtout les plages et les déserts salés ; dans les dunes, il y a à peu près autant de plantes à structure très serrée que de plantes à structure moyenne. Je donne ci-dessous la liste des plantes qui présentent une très grande réduction des espaces intercellulaires :

a) Marais salés :

Hutchinsia procumbens	Atriplex portulacoides
Spergularia marginata	Salicornia herbacea
Aster Tripolium	— fruticosa
Artemisia gallica.	Arthrocnemum macrostachyum
— maritima	Salsola Soda
Plantago crassifolia	Suæda maritima
— maritima	— fruticosa

b) Déserts salés :

Nitraria tridentata	Halocnemum strobilaceum
Zygophyllum album	Salsola tetragona
Cressa cretica	Traganum nudatum
Limoniastrum Guyonianum	

c) Rochers :

Crambe maritima	Hyoseris radiata var.
Silene maritima	Plantago Coronopus var.
Spergularia Lebeliana	Beta maritima
Crithmum maritimum	

d) Plages :

Cakile maritima	Matricaria maritima
Silene Thorei	Artemisia crithmifolia
— succulenta	Heliotropium curassavicum
Eryngium maritimum	Atriplex crassifolia
Echinophora spinosa	Salsola Kali

e) Sables et dunes :

Mathiola sinuata	Silene nicæensis
— tricuspidata	— sericea
Malcolmia littorea	Dianthus gallicus
— parviflora	Astragalus bayonensis
— confusa	Medicago marina
Alyssum arenarium	Lotus creticus

Orlaya maritima
Crucianella maritima
Diotis candidissima
Hieracium eriophorum
Echium maritimum
Stachys maritima
Cyperus schœnoides
Carex arenaria
Ephedra distachya

Parmi les plantes moins caractéristiques de la flore littorale, la proportion d'espèces à structure très serrée est moins forte ; les espèces continentales ont souvent sur le littoral des variétés à structure plus serrée ; inversement, par la culture dans l'intérieur, les plantes du littoral acquièrent parfois une structure plus lâche.

La réduction des espaces intercellulaires est un caractère xérophile ; c'est aussi un caractère halophile très souvent en rapport avec la carnosité.

VI. — Tissu assimilateur.

Le tissu palissadique occupe rarement tout le mésophylle ; il en est parfois ainsi, mais pas toujours, dans *Crambe maritima*, *Honckenya peploides*, *Plantago crassifolia*, *P. Coronopus* var., *Beta maritima*, plantes toutes plus ou moins charnues. D'ordinaire, les cellules de la face inférieure ou du centre, suivant que la feuille est bifaciale ou isolatérale, sont différentes des cellules palissadiques et contiennent moins de chlorophylle, parfois très peu ou pas ; elles peuvent alors jouer le rôle de tissu aquifère plus ou moins différencié. Le tissu chlorophyllien dans les feuilles isolatérales, surtout dans celles qui sont cylindriques, est souvent nettement relégué à la périphérie, où il forme un nombre d'assises variable ; il est en particulier nettement séparé du reste dans *Echinophora spinosa*, *Matricaria maritima*, *Artemisia crithmifolia*, *A. maritima*, *A. gallica*, les *Salsola*, *Traganum nudatum*, *Anabasis* et *Haloxylon* ; dans nombre d'autres cas la transition se fait insensiblement (*Spergularia*, *Zygophyllum*, *Tetradiclis*, *Atriplex portulacoides*, *Salicornia*, *Arthrocnemum*, *Suæda*, *Ephedra*, etc.). Ces plantes appartiennent souvent aux stations nettement salées, mais il faut se rappeler que, dans plusieurs, cette disposition est un caractère systématique ; il en est de même de la différenciation du tissu

vert en une assise palissadique et une assise cubique, qu'on rencontre dans le groupe des Salsolées.

Les gaines chlorophylliennes autour des nervures se rencontrent dans certaines espèces seulement, *Atriplex Halimus*, *A. crassifolia*, *Euphorbia Peplis*, diverses Graminées, et sont aussi un caractère systématique (1) ; il semble en être de même des palissades rayonnantes (*Atriplex crassifolia*, *Cyperus schœnoides*). Parfois, au contraire, les nervures sont entourées de cellules claires.

La forme des cellules palissadiques est très variable ; il y a souvent une tendance à l'allongement ; d'autres fois au contraire les cellules sont courtes, grosses, et contribuent à la carnosité (2).

Dans le pétiole, le tissu chlorophyllien est peu développé et rarement palissadique (*Zygophyllum*, *Crithmum*, *Echinophora*).

Dans la tige, on observe souvent un assez grand développement du tissu vert qui affecte parfois la forme palissadique ; les cellules sont généralement courtes : *Astragalus bayonensis*, *Crithmum maritimum*, *Helichrysum Stœchas*, *Centaurea aspera*, *Heliotropium curassavicum*, *Atriplex hastata* var., etc. ; quelquefois elles sont allongées : *Echinophora spinosa*, *Limoniastrum*, les *Statice* ; il en est de même dans *Salsola Kali* où l'on observe une assise palissadique et une assise cubique, comme dans la feuille. Ces diverses dispositions sont souvent en rapport avec une certaine réduction du feuillage, mais ne se trouvent pas dans toutes les plantes à feuillage réduit.

VII. — Tissus aquifères.

Outre les poils aquifères, les plantes du littoral ont souvent des tissus aquifères plus ou moins développés.

Le parenchyme central (3) des feuilles est fréquemment plus

(1) Voir à ce sujet les observations de Warming [1897] qui a d'ailleurs trouvé cette disposition, ainsi que les palissades rayonnantes, dans diverses autres plantes; tout cela se rencontre aussi parfois dans la flore désertique (Volkens [1887]).

(2) Dans les feuilles charnues, les cellules palissadiques, plus ou moins grosses, forment souvent un nombre d'assises plus grand que dans les espèces continentales à feuilles minces.

(3) Ou le parenchyme supérieur dans sa totalité (*Cyperus schœnoides*) ou en partie (*Lippia*) ; parfois le parenchyme inférieur (*Stenotaphrum*).

ou moins différencié en tissu aquifère à grosses cellules. Cette différenciation est déjà indiquée dans certaines plantes des marais (*Aster Tripolium*, *Inula crithmoides*, *Plantago maritima*), des plages (*Cakile maritima*, *Eryngium maritimum*, *Heliotropium curassavicum*), des sables (*Dianthus gallicus*, *Diotis candidissima*) ou des falaises (*Plantago subulata*).

Le tissu aquifère est déjà plus distinct et plus différencié dans quelques plantes de rochers maritimes (*Spergularia Lebeliana*, *Crithmum maritimum*) et surtout de marais salés littoraux ou désertiques :

Spergularia marginata	Salicornia herbacea
Zygophyllum album	— fruticosa
Tetradiclis Eversmanni	Halocnemum strobilaceum
Limoniastrum Guyonianum	Suæda fruticosa
Atriplex portulacoides	— maritima
Arthrocnemum macrostachyum	

Il est nettement tranché, mais à éléments pas très gros, dans *Matricaria maritima* et les *Artemisia* ; le maximum de différenciation, tant au point de vue de la distinction d'avec le tissu vert qu'au point de vue de l'importance, est atteint dans l'*Echinophora spinosa* et les plantes du groupe des Salsolées (*Salsola*, *Traganum*, *Anabasis*, *Haloxylon*), où il est formé de très grosses cellules occupant tout le mésophylle à l'exception du tissu chlorophyllien peu épais (1).

Le tissu aquifère central est donc différencié tout particulièrement dans les plantes nettement halophiles.

L'hypoderme qui existe dans certaines feuilles peut aussi jouer un rôle aquifère, mais moins important : *Eryngium maritimum*, *Atriplex Halimus*, *Salsola Soda*, *S. tetragona*, *Traganum nudatum*, etc. (2).

Les trachéides aquifères se rencontrent assez rarement : *Frankenia*, *Nitraria*, *Zygophyllum*, *Limoniastrum*, beaucoup de *Statice*; ces organes, qui d'ailleurs se trouvent plus particulièrement dans certains groupes, sont, d'après Volkens [1887],

(1) Cette forte différenciation se rencontre dans plusieurs genres aussi bien dans les espèces non halophiles que dans celles du littoral et semble être un caractère systématique.

(2) Les tissus aquifères profonds ou hypodermiques peuvent aussi se rencontrer dans la tige.

assez fréquents dans la flore désertique. On peut en rapprocher les cellules spiralées des *Salicornia*.

Les cellules à mucilages, si répandues dans les plantes désertiques, manquent dans les plantes de la flore littorale proprement dite.

VIII. — Tissu conducteur.

Le tissu conducteur ne présente que des particularités d'ordre systématique ; dans les plantes les plus halophiles, il est souvent peu développé, notamment dans les feuilles charnues. Je signalerai simplement les faisceaux corticaux de *Centaurea aspera* et des Plombaginées, en rapport avec le développement du tissu palissadique dans la tige, et les nombreux petits faisceaux normaux ou inverses de l'*Echinophora*, du *Zygophyllum* et de diverses Salsolacées, au contact ou au voisinage du tissu chlorophyllien de la feuille.

IX. — Tissu de soutien.

Le sclérenchyme, dans la feuille, est d'ordinaire peu développé ; il est surtout représenté dans quelques plantes psammophiles : *Dianthus gallicus*, *Medicago marina*, *Eryngium maritimum*, aiguillons d'*Echinophora* et de *Salsola Kali*, etc., ainsi que dans les Graminées et quelques espèces, telles que *Lathyrus maritimus*, *Plantago subulata*, *Armeria ruscinonensis*, etc. ; dans la plupart des cas, il est peu important ou nul.

Les sclérites n'existent également que dans peu d'espèces : *Limoniastrum Guyonianum*, beaucoup de *Statice* et *Arthrocnemum macrostachyum*.

Le développement du sclérenchyme dans la tige est très variable suivant les espèces auxquelles on s'adresse.

X. — Différenciation des cotylédons.

Les cotylédons présentent très rarement une différenciation comparable à celle de la feuille (1) ; on peut dire que, d'une

(1) Les observations que j'ai pu faire sur les cotylédons portent naturellement sur un nombre d'espèces relativement restreint ; il m'a été en particulier

manière générale, ils n'ont aucun caractère halophile ou xérophile ; en particulier les cotylédons de *Medicago marina*, *Mathiola sinuata*, *Astragalus bayonensis*, *Ambrosia maritima*, *Statice bellidifolia*, *Echinophora spinosa*, *Crithmum maritimum*, *Aster Tripolium*, *Atriplex littoralis*, *Plantago subulata*, *Glaucium flavum*, *Lavatera maritima*, etc., plantes à feuilles différenciées dans des sens divers, ont une structure banale, bifaciale, peu serrée, des stomates non enfoncés, une membrane externe de l'épiderme mince ; ils sont plus ou moins épais, mais sans carnosité et sont dépourvus de poils, alors que les caractères inverses se présentent, isolés ou associés, dans les feuilles de ces plantes. Certaines espèces ont même dans les cotylédons une structure encore moins différenciée, tout le parenchyme étant formé de cellules arrondies, à peine différentes à la face supérieure, par exemple *Spergularia Lebeliana*, *Plantago crassifolia*, *P. maritima*, *Salsola Soda*, *Suæda maritima*, *Ephedra distachya*.

La structure isolatérale se retrouve rarement : *Cakile maritima*, *Crambe maritima*, *Salsola Kali*, *Polygonum maritimum*. Beaucoup de plantes à feuilles charnues, *Cakile*, *Spergularia*, *Convolvulus Soldanella*, *Heliotropium curassavicum*, *Plantago crassifolia*, *P. maritima*, *Salsola Kali* ont des cotylédons plus ou moins charnus, mais d'ordinaire un peu moins que la feuille.

Les plantes à membranes externes de l'épiderme épaissies conservent rarement ce caractère dans les cotylédons, à l'exception de quelques-unes telles que *Polygonum maritimum*, *Euphorbia Paralias*, *Ephedra distachya*, avec atténuation du reste.

Les plantes poilues ont des cotylédons glabres.

L'enfoncement des stomates ne persiste guère que dans *Euphorbia Paralias*, *E. portlandica*, *E. Pinea*, *E. Peplis*, *Ephedra distachya*.

Quelques espèces seulement conservent dans les cotylédons un certain nombre de particularités de la feuille : l'*Euphorbia Paralias*, outre ses stomates enfoncés et ses membranes épider-

impossible d'obtenir, même avec des arrosages salés, des germinations de plantes telles que *Honckenya*, *Eryngium maritimum*, *Crucianella*, *Inula crithmoides*, *Diotis*, *Artemisia gallica*, *Glaux*, *Armeria maritima*, *Atriplex portulacoides*, *Salicornia herbacea*, *Arthrocnemum*, etc.

miques épaisses, a un mésophylle un peu moins isolatéral que dans la feuille, mais les épidermes sont encore dissemblables. L'*Euphorbia Peplis* conserve les gaines chlorophylliennes des nervures. L'*Atriplex crassifolia* a des nervures entourées de leur gaine chlorophyllienne et de palissades rayonnantes, le tout plongé dans un mésophylle bifacial de cotylédon ordinaire.

On voit que les caractères d'isolatéralité et de protections épidermiques disparaissent le plus souvent dans les cotylédons.

TROISIÈME PARTIE

LES DEUX PARTIES DE LA FLORE LITTORALE

Il est facile de se rendre compte par l'exposé précédent qu'au point de vue des divers caractères les plantes de la flore littorale se divisent en deux groupes : d'une part, celles des marais, rochers maritimes et plages; d'autre part, celles des dunes et des sables ou des rochers plus éloignés de la mer. La transition entre les deux s'établit par les plantes des plages, qui, à côté d'un grand nombre de caractères communs avec celles des marais et rochers, en présentent aussi quelques-uns qui rappellent ceux des plantes des dunes. En particulier la carnosité et le développement du tissu aquifère sont à peu près propres aux plantes du premier groupe, alors que le second offre plus souvent l'épaississement de la cuticule, l'enfoncement des stomates et l'abondance des poils.

Si l'on se rappelle que les stations du premier groupe sont les plus salées, notamment les marais où justement la carnosité atteint son maximum, alors que les dunes le sont à peine, on est amené à distinguer dans la flore littorale une flore halophile et une flore xérophile (1).

I. — Flore littorale xérophile.

La flore littorale xérophile n'est bien représentée que dans les sables situés au delà de la plage et dans les dunes; on peut y ajouter dans certains cas les parties hautes des falaises. Cette

(1) Les lieux frais, prés, sables humides, peu ou pas salés, ont généralement une flore toute continentale, même très près de la mer; on y rencontre cependant quelques plantes plus ou moins spéciales, telles que *Cochlearia danica*, *Sagina maritima*, *Erodium maritimum*, *Trigonella ornithopodioides*, *Crepis bulbosa*, *Lippia repens*, etc...; cette flore, qui a parfois des affinités avec les parties hautes des marais salés, est trop peu individualisée et trop peu importante pour qu'il en soit question ici : les quelques plantes spéciales qui s'y trouvent n'ont aucun caractère halophile, ou, au contraire, présentent une légère carnosité.

flore diffère de la flore continentale par l'existence d'un assez grand nombre d'espèces propres ou qui y ont au moins leur centre de développement. Je citerai notamment parmi les psammophiles :

Mathiola sinuata	Cynanchum acutum
— tricuspidata	Echium maritimum
Malcolmia littorea	Omphalodes littoralis
— parviflora	Linaria arenaria
— confusa	— thymifolia
Silene nicæensis	— pedunculata
— sericea	Stachys maritima
Dianthus gallicus	Euphorbia Pithyusa
Ononis diffusa	— portlandica
Astragalus bayonensis	— Peplis
Medicago marina	Cyperus schœnoides
— littoralis	Carex arenaria
Lotus creticus	Psamma arenaria
Orlaya maritima	Elymus arenarius
Crucianella maritima	Sporobolus pungens
Diotis candidissima	Ephedra distachya, etc.
Ambrosia maritima	

Parmi les plantes des endroits plus ou moins rocheux, on peut indiquer :

Tamarix anglica	Plantago subulata
Lavatera arborea	Atriplex Halimus
— maritima	Passerina hirsuta
Astragalus massiliensis	— Tartonraira

Les plantes continentales sont relativement nombreuses dans cette partie de la flore littorale; quelques-unes ont été étudiées dans ce travail; elles peuvent s'y trouver sans modifications ou être représentées par des variétés : *Helianthemum guttatum* var. *maritimum*, *Silene Otites* var. *umbellata*, *Erodium Cicutarium* var., *Galium verum* var. *littorale*, *Jasione montana* var. *littoralis*, *Galeopsis angustifolia* var. *canescens*, *Polygonum aviculare* var., etc.; souvent même elles sont remplacées par des sous-espèces bien individualisées : *Alyssum arenarium*, *Polygala dunensis*, *Viola sabulosa*, *Herniaria ciliata*, *Galium neglectum*, *Hieracium eriophorum*, parfois considérées comme espèces autonomes.

Les plantes caractéristiques indiquées plus haut sont souvent spéciales à la zone littorale, d'ailleurs assez large dans les dunes ;

plusieurs cependant s'avancent plus ou moins loin dans l'intérieur.

Cette flore psammophile a évidemment de grandes affinités avec la flore psammophile des plages; plusieurs de ses constituants peuvent s'aventurer sur la plage (1) et inversement; la distinction ne doit donc pas être faite dans un sens trop absolu.

Il a été déjà dit que la salure du sol dans la zone des dunes est à peu près négligeable et en tous cas insuffisante pour éliminer les espèces continentales psammophiles; cette zone n'a de maritime que son climat et la présence des vents salins; ces conditions se retrouvent dans les sols non sablonneux environnants, où cependant la flore n'offre rien de particulier par rapport à l'intérieur des terres. La flore des dunes n'a donc rien d'halophile et n'est qu'un cas particulier de la flore psammophile; de même, la flore des hautes parties des falaises, surtout sur la Méditerranée, n'est qu'un cas particulier de la flore xérophile (2).

Il ne faut donc nullement s'étonner si toutes ces plantes présentent simplement des caractères xérophiles, et, dans les dunes, plus particulièrement psammophiles. La flore des dunes contient à peu près autant de plantes annuelles que de plantes vivaces (3); beaucoup sont de petite taille et plus ou moins couchées; les feuilles sont fréquemment petites; un certain nombre sont isolatérales, mais beaucoup aussi ont la structure bifaciale; les espaces intercellulaires sont souvent réduits, mais la carnosité est très rare et peu prononcée; les feuilles sont cependant rarement aussi minces que dans les mésophytes; le tissu palissadique est formé de plusieurs assises de cellules, mais généralement courtes ou tout au moins de dimensions normales; il n'y a pas de tissus aquifères, sauf dans quelques cas où ils sont peu différenciés.

(1) De même quelques espèces non psammophiles, telles que *Atriplex Halimus* et *Passerina hirsuta*, se rencontrent parfois sur des sols fortement salés.

(2) La flore littorale de l'Ouest de la France comprend un certain nombre d'espèces méridionales localisées au bord de la mer; en réalité cette localisation tient aux conditions climatériques favorables qu'elles y trouvent; les mêmes espèces, dans la région méditerranéenne, se rencontrent aussi bien dans l'intérieur que sur le littoral.

(3) Les plantes des rochers sont généralement vivaces et ont un mode de végétation différent.

Bien qu'il y ait dans les dunes une majorité d'espèces à membrane externe de l'épiderme peu ou pas épaissie, on en trouve cependant un grand nombre où l'épaississement est assez fort et même parfois très considérable ; de même, si la plupart des espèces ont des stomates peu ou pas enfoncés, beaucoup aussi présentent un enfoncement plus ou moins net. Enfin les plantes poilues sont en majorité très évidente et beaucoup ont même un tomentum épais.

Ces caractères sont ceux qu'on rencontre à des degrés divers dans les autres flores xérophiles : flore xérophile tempérée, flore xérophile des montagnes, flore méditerranéenne et même, jusqu'à un certain point, flore désertique. Je me hâte d'ajouter qu'il y a des degrés dans la xérophilie et que les plantes des dunes sont des xérophiles moyennes, certainement beaucoup moins spécialisées dans ce sens, non seulement que les espèces désertiques (1), mais même que les espèces méditerranéennes ; cela est d'ailleurs assez naturel, étant donné que la sécheresse est moins grande et surtout moins continue que dans ces régions ; c'est à cela qu'il faut attribuer la persistance dans beaucoup de cas de la structure bifaciale, de stomates non enfoncés, de cuticules peu épaissies, la rareté d'espèces à feuillage caduc ou très réduit, d'espèces à tissus aquifères ou à revêtement cireux (2) développés, etc.

C'est encore la protection par la pilosité qui est la plus fréquente ; l'augmentation des poils est du reste le principal caractère qui s'observe chez les variétés qu'ont, dans cette zone, les plantes de l'intérieur (*Erodium Cicutarium*, *Medicago Lupulina*, *Jasione montana*, etc.) ; exceptionnellement on rencontre un léger épaississement de la cuticule ou du mésophylle ; beaucoup de plantes continentales se rencontrent sans modifications autres que la réduction de la taille ; ces diverses particularités se retrouvent dans les variétés psammophiles de l'intérieur des mêmes espèces (3).

(1) Comparer à ce sujet avec les espèces étudiées par Volkens [1887].

(2) Comme il a été dit plus haut, le revêtement cireux se rencontre seulement dans quelques espèces des dunes, des plages ou des rochers.

(3) Plusieurs plantes des dunes n'ont dans leur structure aucune protection particulière contre la sécheresse, surtout parmi les espèces annuelles, *Viola sabulosa*, *Ononis diffusa*, *Medicago littoralis*, *Omphalodes littoralis*, etc... Il en

Les plantes des dunes varient peu par la culture ; les *Mathiola* et *Malcolmia*, *Astragalus bayonensis*, *Medicago littoralis*, *Linaria arenaria*, *Euphorbia portlandica*, etc., se cultivent bien et conservent la même structure ; il en est de même du *Plantago subulata* des rochers. Le *Dianthus gallicus* a souvent des stomates un peu moins enfoncés ; le *Medicago marina* garde sa villosité, mais les assises palissadiques sont moins serrées.

II. — Flore littorale halophile.

La flore halophile proprement dite occupe sur le littoral une bande d'épaisseur très variable, très mince sur les côtes sablonneuses ou rocheuses, beaucoup plus large sur les côtes basses marécageuses ; elle est bien représentée dans la première zone de végétation des plages, les rochers maritimes et surtout les marais salés.

1. *Plages*.

La flore des plages proprement dite occupe une zone très étroite ; on y trouve très peu ou pas du tout d'espèces continentales, mais plusieurs des espèces qui la constituent s'avancent plus ou moins dans les dunes (1) et inversement (2) ; néanmoins les plantes des plages ne s'aventurent pas aussi loin dans les terres que celles des dunes, à l'exception de *Salsola Kali*, qui s'approche cependant très près de la mer. Les espèces les plus caractéristiques sont :

Cakile maritima
Silene Thorei
— succulenta
Honckenya peploides
Eryngium maritimum
Echinophora spinosa
Galium arenarium
Matricaria maritima (3)
Artemisia crithmifolia
Convolvulus Soldanella
Heliotropium curassavicum
Statice bellidifolia
Atriplex crassifolia
Polygonum maritimum
Euphorbia Paralias, etc.

est de même du *Crepis bulbosa* qui se trouve, à vrai dire, dans des stations diverses, généralement plus fraîches, et possède une réserve d'eau dans ses tubercules.

(1) En particulier *Eryngium maritimum*, *Salsola Kali*, *Euphorbia Paralias*.

(2) Notamment *Mathiola sinuata*, *Medicago marina*, *Diotis candidissima*, *Euphorbia portlandica*, *E. Peplis*, *Psamma arenaria*, etc...

(3) Se rencontre aussi dans les galets, les rochers et même les lieux salés plus humides.

Parmi ces plantes, *Silene Thorei*, *Matricaria maritima* et *Artemisia crithmifolia* sont des sous-espèces de plantes continentales. Celles qui descendent le plus près du niveau des hautes mers sont : *Cakile maritima*, *Honckenya peploides*, *Atriplex crassifolia*, *Polygonum maritimum*, *Euphorbia Paralias*, plus *Salsola Kali*, mentionné plus haut.

On voit donc que la zone des plages et celles des dunes ne sont pas absolument distinctes ; en réalité, si la plage est caractérisée par quelques espèces spéciales, elle est surtout remarquable par l'absence d'un grand nombre d'espèces psammophiles qui prospèrent dans les dunes. La raison principale tient à l'action plus directe de la mer ; sans doute beaucoup d'espèces des plages semblent assez peu exigeantes au point de vue de la salure, qui est peu considérable, au moins dans la région supérieure ; mais il faut se rappeler qu'à marée haute la mer arrive à une très faible distance des plantes de la zone inférieure, qui peuvent même être atteintes directement par l'eau salée, pour peu que la marée soit forte ; bien que la salure (1) soit bien différente de celle des marais salés, elle est évidemment suffisante pour éliminer les espèces continentales.

La plupart des espèces des plages présentent, du reste, des caractères assez différents de celles des dunes. Quelques-unes seulement sont annuelles (*Cakile*, *Matricaria*, *Atriplex*, *Salsola Kali*), les autres sont vivaces ; la réduction de la taille et celle de la surface foliaire existent quelquefois, mais pas partout. La structure de la feuille est souvent assez serrée (2) et presque toujours isolatérale (ce qui tiendrait à la lumière très forte).

A l'exception de quelques-unes, les plantes des plages ont des feuilles plus ou moins charnues ; cette carnosité présente des degrés, mais n'atteint pas celui des plantes des marais ; le tissu aquifère (3) est souvent bien développé et bien distinct. Ces caractères halophiles établissent une distinction assez nette avec les plantes des dunes ; ils sont en rapport avec la salure plus grande.

(1) On ne possède à ce sujet que des renseignements assez peu précis.
(2) Pas toujours cependant (*Polygonum maritimum*, *Euphorbia Paralias*).
(3) Sans compter les poils aquifères d'*Atriplex crassifolia*.

La station psammophile se fait sentir par les protections épidermiques qui, dans plusieurs cas, remplacent le caractère halophile de la carnosité ou s'y surajoutent : plusieurs espèces ont une membrane épidermique externe épaissie ou cireuse ; quelques-unes ont des stomates enfoncés ; par contre, aucune n'est réellement velue et la plupart sont glabres.

Les plantes des plages peuvent souvent se cultiver dans l'intérieur, sans d'ailleurs grandes modifications ; la carnosité persiste, mais le mésophylle est parfois un peu moins serré et moins nettement isolatéral ; les cuticules épaisses deviennent à peine plus minces.

Comme on voit, les plantes des plages établissent la transition entre les psammophiles et les autres halophiles.

2. *Rochers et galets maritimes.*

Cette flore occupe également une zone étroite formée par les galets et les rochers situés au voisinage de la mer et exposés aux embruns. Les espèces les plus caractéristiques (1) sont :

Crambe maritima	Plantago macrorhiza
Silene maritima	Statice Dodartii
Spergularia Lebeliana	— ovalifolia
Polycarpon peploides	— virgata (et autres)
Lathyrus maritimus	Armeria ruscinonensis (2)
Crithmum maritimum	Beta maritima, etc.

Les plantes continentales s'aventurent parfois dans cette zone, mais y sont d'ordinaire représentées par des formes ou des variétés spéciales (*Geranium littorale*, *Lotus corniculatus* var. *crassifolius*, *Senecio vulgaris* var. *crassifolius*, *Hyoseris radiata* var., *Plantago Coronopus* var., *Atriplex hastata* var. *salina*, etc.).

L'action de l'eau de mer est ici plus forte que sur les plages, et les caractères sont nettement halophiles.

Presque toutes les espèces sont vivaces, à racines bien développées ; plusieurs sont de grande taille et à feuilles non

(1) Un certain nombre de plantes des marais salés peuvent aussi se rencontrer ici : *Frankenia lævis*, *Inula crithmoides*, *Glaux maritima*, *Armeria maritima*, *Atriplex portulacoides*, *Suæda maritima*, etc., mais y sont moins abondantes. De même *Honckenya peploides* se trouve parfois dans les galets et *Cochlearia danica* dans les rochers.

(2) Quelquefois sur le haut des falaises assez loin de l'eau salée.

réduites ; la structure varie de la disposition bifaciale à la disposition isolatérale ; elle est assez serrée ou même très serrée.

La carnosité, parfois très prononcée, est très fréquente, si l'on met à part les Plombaginées qui y sont rebelles ; elle est très générale dans les variétés d'espèces continentales (1) ; elle est souvent accompagnée d'un certain développement des tissus aquifères, moins net cependant que dans les plantes des marais.

Les caractères xérophiles épidermiques sont faibles ou nuls ; la membrane externe de l'épiderme est mince ou peu épaissie, sauf dans certaines Plombaginées ; les stomates sont un peu enfoncés dans deux ou trois espèces et pas du tout dans toutes les autres ; enfin, toutes les espèces sont glabres ou tout au moins peu poilues ; l'*Atriplex hastata* var. *salina* présente un assez grand développement des poils aquifères.

Les plantes des rochers se cultivent souvent assez difficilement ; la carnosité peut être un peu diminuée, mais pas toujours.

3. *Marais salés.*

La flore des marais salés est la seule des flores halophiles qui couvre parfois des espaces considérables : elle forme sur les côtes basses et le long des estuaires une bande dont la largeur varie avec la configuration du terrain et présente un grand nombre d'espèces caractéristiques :

Cochlearia anglica
Frankenia lævis
— pulverulenta
Spergularia marginata
Aster Tripolium
Inula crithmoides
Artemisia maritima
— gallica
Glaux maritima
Plantago crassifolia
— maritima
Statice Limonium (et autres)
Armeria maritima
Atriplex portulacoides
— littoralis
Salicornia herbacea
— fruticosa
Arthrocnemum macrostachyum
Salsola Soda
Suæda maritima
— fruticosa
Triglochin maritimum
Juncus maritimus
Glyceria maritima (et autres)
Æluropus littoralis
Spartina stricta, etc.

Sauf sur ses bords, cette région ne comprend que très peu d'espèces continentales (*Lepidium ruderale* et quelques autres).

(1) Le *Geranium littorale* cependant n'en présente aucune trace.

Les espèces caractéristiques des marais s'aventurent parfois dans les rochers et les galets, quelquefois aussi dans les prairies littorales un peu moins salées (*Aster Tripolium*, par exemple), mais ne se rencontrent dans l'intérieur (1) qu'aux endroits salés.

La flore des marais est, en somme, la flore la plus individualisée (2) de la région littorale. C'est aussi la plus halophile; la salure y est, en effet, très considérable relativement, ce qui explique la rareté des plantes continentales; certaines parties sont même recouvertes à chaque marée.

Les caractères sont naturellement avant tout halophiles; c'est même ici que les caractères halophiles atteignent leur maximum.

Les plantes vivaces sont en majorité et ont souvent des parties souterraines développées; la réduction de la taille et celle de la surface foliaire peuvent se rencontrer, mais sont loin d'être des faits généraux; un grand nombre des espèces sont dressées. La structure de la feuille est généralement serrée, isolatérale le plus souvent, mais pas toujours.

Les plantes charnues sont en forte majorité et la carnosité est souvent très considérable; plusieurs espèces ont des feuilles à peu près cylindriques. C'est ici que se rencontrent les meilleurs exemples de grosses cellules dans le parenchyme. Le tissu aquifère est souvent bien développé au centre de la feuille.

Par contre, les caractères xérophiles épidermiques font défaut; les membranes externes sont minces ou un peu épaissies, mais non fortement, et sans revêtement cireux; les poils n'existent pas ou sont très peu développés, sauf dans les deux *Artemisia* (3); les stomates, sauf dans *Arthrocnemum*, sont peu ou pas du tout enfoncés.

Il faut cependant constater que les *Frankenia* n'ont aucun caractère halophile, et ont, au contraire, plusieurs caractères xérophiles (forme de la feuille, localisation des stomates, épiderme supérieur).

(1) L'*Hutchinsia procumbens* et ses formes se rencontrent dans les marais, les rochers, etc.., et même en dehors des régions salées.

(2) A noter l'abondance des Salsolacées.

(3) Sans compter les poils aquifères d'*Atriplex portulacoides*.

Plusieurs plantes des marais salés ont quelques caractères hygrophiles, en particulier l'existence de méats ou de lacunes plus ou moins considérables : *Juncus maritimus*, tige de *Glaux maritima* et d'*Aster Tripolium*, et surtout feuille de *Triglochin maritimum* (1).

Par la culture, les plantes des marais salés ne perdent nullement leur carnosité ; quelques-unes l'atténuent (*Aster Tripolium*, *Plantago crassifolia*, *Atriplex littoralis*), assez peu du reste ; d'autres restent identiques (*Spergularia marginata*, *Salsola Soda*, *Suæda maritima*).

Les plantes des déserts salés, tout au moins celles qui se rencontrent sur les bords des sebkhas et des chotts de l'Afrique du Nord, se rattachent à celles des marais salés littoraux. Les deux flores ont d'ailleurs des espèces communes (*Salicornia fruticosa*, *Suæda fruticosa*, etc.). Les espèces suivantes appartiennent à cette flore :

Frankenia thymifolia	Limoniastrum Guyonianum
Zygophyllum album	Halocnemum strobilaceum
Tetradiclis Eversmanni	Salsola tetragona
Cressa cretica (2)	Traganum nudatum
Statice delicatula	Æluropus littoralis var. repens
— pruinosa	

Là encore, la flore est bien individualisée et la salure considérable. Les caractères généraux sont ceux des plantes des marais littoraux, la carnosité étant fréquente, avec adjonction cependant de caractères xérophiles tenant au climat différent, au moins dans plusieurs espèces : épaississement de la cuticule, revêtement salin, poils aquifères ou non, enfoncement des stomates, trachéides aquifères, etc.

(1) Dans les parties non salées des marais littoraux, la flore halophile fait graduellement place à une flore hygrophile continentale avec, par exemple, dans l'Ouest de la France : *Triglochin palustre*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Helodes palustris*, etc...

(2) Et aussi dans les marais littoraux de la Méditerranée et des régions tropicales.

CONCLUSION

La flore littorale se compose principalement d'une flore xérophile et d'une flore halophile, présentant d'ailleurs entre elles de nombreux points de contact.

A ces deux flores correspondent généralement des caractères différents. Les plantes de la flore xérophile présentent des caractères xérophiles moyens, consistant avant tout en protections épidermiques (épaississement de la membrane externe, enfoncement des stomates, développement des poils), d'ailleurs rarement très considérables et souvent même assez faibles.

Dans les plantes de la flore halophile, se rencontre d'ordinaire une carnosité plus ou moins forte des feuilles et même des tiges, les protections épidermiques étant presque toujours très faibles.

Les végétaux des deux flores ont en commun divers caractères, notamment une certaine fréquence de l'isolatéralité et une structure du mésophylle assez serrée.

Les caractères xérophiles et halophiles peuvent d'ailleurs se superposer dans les plantes qui participent des deux genres de vie (plages, déserts salés). Enfin, de même que les limites des deux flores ne sont pas absolument tranchées, certaines plantes des dunes présentent une légère carnosité, et, inversement, quelques plantes des marais salés ont des protections épidermiques.

Dans les deux flores, les caractères présentent des degrés; la xérophilie est plus prononcée dans les plantes des côtes rocheuses de la Méditerranée ; de même la carnosité des halophiles est d'autant plus forte en général que la salure est considérable et atteint son maximum dans les marais salés.

L'assimilation des halophytes aux xérophytes résulte donc de la confusion faite par Schimper entre deux parties différentes de la flore littorale ; en réalité les plantes halophiles véritables ne présentent le plus souvent pas de caractères xérophiles ; de tels caractères, au moins dans les marais, seraient d'ailleurs bien difficiles à expliquer, malgré les arguments de

Schimper ; du reste, plusieurs espèces des marais salés ont, au contraire, certaines particularités hygrophiles.

Le seul caractère des halophiles est, en somme, la carnosité résultant soit du grand nombre des assises, soit plus souvent de la grosseur des cellules ; le fait qu'on rencontre des plantes charnues en dehors du littoral prouve simplement que la carnosité peut être en rapport avec d'autres facteurs que le sel ; mais sa fréquence dans les plantes des terrains salés, aussi bien dans les espèces spéciales que dans les variétés d'espèces continentales, montre bien qu'il existe une certaine relation entre la carnosité et la salure.

La nature de cette relation est impossible actuellement à préciser, à moins d'entrer dans le domaine des hypothèses ; on a notamment souvent pensé que la carnosité permettrait aux plantes de résister à l'action nocive du sel marin qui se trouverait ainsi dilué ; mais, si l'on veut bien se rappeler que diverses plantes des terrains fortement salés (*Frankenia*, *Statice*, plusieurs Graminées, etc.) ne sont nullement charnues, on verra que l'aptitude à supporter la salure est quelque chose de tout spécifique, et ne peut être prévue *a priori* par la simple considération des caractères morphologiques ou anatomiques. Cet exemple montre de plus que, bien que générale, la carnosité n'est nullement une conséquence fatale de la salure, puisque certains groupes y sont rebelles. On oublie trop souvent que, si à des conditions d'existence semblables correspondent fréquemment des dispositions semblables, il ne faut pas voir là quelque chose d'absolu et que certains groupes systématiques se comportent tout différemment des autres.

Quant à l'action du sel au point de vue de la répartition des espèces, on a vu qu'elle a donné lieu à de nombreuses discussions ; il est clair qu'une certaine salure élimine un grand nombre de plantes ; plusieurs auteurs ont pensé que la localisation de diverses espèces sur le littoral tenait, non à une appétence pour le sel, mais au fait qu'elles y trouvaient une concurrence plus réduite. Il est évidemment possible que cette explication soit valable dans certains cas particuliers, mais je ne pense pas qu'il en soit ainsi pour l'ensemble de la flore littorale ; sans doute, on ne peut pas dire que les plantes des

dunes recherchent le sel, puisque la salure est très faible dans cette zone ; sans doute, plusieurs plantes des régions plus salées peuvent se cultiver en l'absence de sel ; mais, outre que nous ne savons pas s'il en est de même pour toutes, il est vraiment difficile de considérer une flore aussi spéciale que celle des marais salés comme une flore simplement réfugiée et qui ne demanderait qu'à s'étendre si elle avait le champ libre ; évidemment, quelques-unes des espèces qui la constituent sont peut-être assez peu exigeantes au point de vue de la salure, mais il semble raisonnable de considérer jusqu'à nouvel ordre la plupart comme véritablement halophiles, au sens propre du mot.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1900. ABROMEIT. — Dünenflora *in* GERHARDT, Handbuch des deutschen Dünenbaues, Berlin, p. 171.

1894. ALTENKIRCH (G.). — Studien über die Verdunstungschutzeinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. *Engl. bot. Jahrb.*, t. XVIII, p. 356.

1885. ANDRÉE. — Salzabscheidungen durch die Blätter. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. III, p. 313.

1890. ARCANGELI. — Sulla struttura delle foglie dell'*Atriplex nummularia* Lind. in relazione all'assimilazione. *Nuovo Giorn. bot. ital.*, t. XXII, p. 426.

1878. ARESCHOUG. — Jemförande Undersökningar öfver bladets Anatomi. *Fysiografiska Sällsk.*, Lund.

1902. — Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovenpflanzen. *Bibl. bot.*, t. LVI.

1903. ARMARI. — Contribuzione allo studio dell'influenza del clima e della stazione sopra la struttura delle piante della regione mediterranea. *Ann. di botanica*, t. I, p. 17.

1877. BARY (DE). — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig.

1884. BATALIN. — Wirkung des Chlornatriums auf die Entwickelung von *Salicornia herbacea* L. *Bull. Congr. int. de bot. et d'hort. de Saint-Pétersbourg*, p. 219.

1887. BATTANDIER. — Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces d'une région. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XXXIV, p. 189.

1909. — Les plantes sahariennes souffrent-elles plus que les autres de la sécheresse? *Bull. soc. bot. Fr.*, t. LVI, p. 526.

1910. — Sur quelques Salsolacées du Sahara algérien. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. LVII, p. 165.

1895. BATTANDIER ET TRABUT. — Atlas de la Flore d'Algérie, fasc. II, Alger et Paris.

1901. BENECKE. — Ueber die Diels'sche Lehre von der Entchlorung der Halophyten. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.*, t. XXXVI, p. 178.

1901. BEULAYGUE. — Étude du *Calystegia Soldanella* R. Br. *Th. Doct. Univ. Pharm.* Montpellier.

1898. BOERGESEN OG PAULSEN. — Om Vegetationen paa de dansk-vestindiske Œer. *Bot. Tidsskr.* XXII (*Trad. franç.* La végétation des Antilles danoises. *Rev. gén. Bot.*, t. XII, 1900, p. 99).

1888. BRICK. — Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen. *Schrift. d. naturforsch. Ges. zu Danzig.* N. Folge, t. VII, et *Inaug. Diss.* Breslau.

1864. BUCHENAU. — Ueber die Sprossverhältnisse von *Glaux maritima* L. *Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg*, t. VI.

1832. CANDOLLE (DE). — Physiologie végétale, Paris, 3 vol.

1901. CASSAN. — Étude sur le *Camphorosma monspeliaca*. *Th. Doct. Univ. Pharm.* Montpellier.

1904. CHRYSLER. — Anatomical notes on certain strand plants. *Bot. Gaz.*, t. XXXVII, p. 461.

1874-1875. CONTEJEAN. — De l'influence du terrain sur la végétation. *Ann. sc. nat. Bot.*, 5e sér., t. XX ; 6e sér., t. II.

1879. Contejean. — Pourquoi l'on rencontre quelquefois les plantes du calcaire associées à celles de la silice. *C. R. Acad. Sc.*, LXXXVIII, t. II.
1881. — Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation, Paris.
1884. Courchet. — Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies de structure que présentent leurs organes végétatifs. *Ann. sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. XVII, p. 108.
1888 *a*. Dangeard. — Recherches sur la structure des *Salicorniеæ* et des *Salsoleæ*. *Bull. soc. linn. Normandie*, 4e sér., t. II, p. 88.
1888 *b*. — Note sur la gaine foliaire des *Salicorniеæ*. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XXXV, p. 157.
1888 *c*. — Observations sur l'anatomie des *Salsoleæ*. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XXXV, p. 197.
1901. Decrock. — Anatomie des Primulacées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 8e sér., t. XIII, p. 1.
1898. Diels. — Stoffwechsel und Structur der Halophyten. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.*, t. XXXII, p. 309.
1868. Duval-Jouve. — Des *Salicornia* de l'Hérault. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XV, p. 132.
1870. — Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des des *Agropyrum* de l'Hérault. *Mém. Ac. sc. et l. de Montpellier.*, t. VII, fasc. 3, année 1869.
1871. — Sur quelques tissus de Joncées, de Cypéracées et de Graminées. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XVIII, p. 231.
1875. — Histotaxie des feuilles de Graminées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. I, p. 294.
1876. — Étude histotaxique des *Cyperus* de France. *Mém. Ac. sc. et l. de Montpellier*, t. VIII, fasc. 3, année 1875.
1894. Erikson (J.). — Några ord om utvecklingen hos *Halianthus peploides*. *Bot. Notis.*
1896. — Studier öfver sandfloran i östra Skäne. *Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, XXII, Afd. III, n° 3.
1875. Focke. — Culturversuche mit Pflanzen der Inseln und der Küste. *Abhandl. herausg. vom naturwiss. Ver. zu Bremen*, t. IV, p. 278.
1898. Gaucher. — Étude anatomique du genre *Euphorbia* L. *Th. Doct. Univ. Pharm.* Montpellier.
1906. Gerber. — Polymorphisme foliaire de la Passérine hirsute. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. LIII (Sess. extr. Oran, p. LII).
1887. Gheorghieff. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. *Bot. Centr.*, t. XXX, p. 117 ; t. XXXI, p. 23.
1886. Giltay. — Anatomische Eigenthümlichkeiten in Beziehung auf klimatische Umstände. *Nederl. Kruidk. Arch.*, 2e sér., t. IV, 4, p. 413.
1886. Gregory (Miss). — Comparative anatomy of the filz-like hair-covering of leaf-organ. *Inaug. Diss.* Zürich.
1848-1856. Grenier et Godron. — Flore de France, Paris, 3 vol.
1888. Grevillius. — Ueber den Bau des Stammes bei einigen lokalen Formen von *Polygonum aviculare* L. *Bot. Centr.*, t. XXXVI, p. 316.
1897. — Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Oeland. *Engl. bot. Jahrb.*, t. XXIII, p. 24.
1896. Hansteen. — Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisirung dieses Processes in phanerogamen Pflanzenkörper. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. XIV, p. 362.
1908. Harshberger. — The comparative leaf structure of the sand dune plants of Bermuda. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, t. XLVII, p. 97.
1909. — The comparative leaf structure of the strand plants of New Jersey. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, t. XLVIII, p. 72.

1883. Heinricher. — Der abnorme Stengelbau der Centaureen, anatomisch-physiologisch betrachtet. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. I, p. 122.

1884. — Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Laubblätter. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.*, t. XV, p. 502.

1885. — Ueber einige im Laube dikotyler Pflanzen trockenen Standorten auftretende Einrichtungen, welche muthmasslich eine ausreichende Wasserversorgung des Battmesophylls bezwecken. *Bot. Centr.*, t. XXIII, p. 25.

1887. — Histologische Differenzirung in der pflanzlichen Oberhaut. *Mitth. d. naturwiss. Ver. f. Steiermark*, 1886.

1895. Henslow (G.). — The origin of plant-structures by self-adaptation to the environment, exemplified by desert or xerophilous plants. *Journ. Linn. Soc. Bot.*, t. XXX, p. 218.

1900. Hill. — The structure and development of *Triglochin maritimum*. *Ann. of. Bot.*, t. XIV, p. 83.

1870. Hoffmann (H.). — Ueber Kalk und Salzpflanzen. *Landw. Vers.-Stationen*, t. XIII.

1877. — Culturversuche. *Bot. Zeit.*, t. XXXV, p. 293.

1881. — Rückblick auf meine Variationsversuche von 1855-1880. *Bot. Zeit.*, t. XXXIX, p. 345.

1902. Holm. — Some new anatomical characters for certain *Gramineæ*. *Beih. Bot. Centr.*, t. XI, p. 101.

1907. Holtermann. — Der Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe, Leipzig.

1882. Hultberg. — Anatomiska Undersökningar öfver *Salicornia*, företrädesvis *Salicornia herbacea* L. *Lunds Univ. Arsskr.*, t. XVIII, 2, p. 1.

1859. Irmisch. — Ueber *Lathyrus tuberosus* und einige andere Papilionaceen. *Bot. Zeit.*, t. XVII, p. 63.

1903. Jodin. — Recherches anatomiques sur les Borraginées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 8e sér., t. XVII, p. 263.

1902. Joesting. — Beiträge zur Anatomie der Sperguleen, Polycarpeen, Paronychieen, Sclerantheen und Pterantheen. *Beih. Bot. Centr.*, t. XII, p. 139.

1902. Jönsson. — Zur Kenntniss des anatomischen Baues der Wüstenpflanzen. *Lunds Univ. Arsskr.*, t. XXXVIII, II. n° 6.

1878. Kamienski. — Vergleichende Anatomie der Primulaceen. *Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle*, t. XVI.

1900 *a*. Kearney. — The plant covering of Ocracoke Island. *Contr. U. S. Nat. Herb.*, t. V, p. 280.

1900 *b*. — Report on a botanical survey of the Dismal Swamp region. *Contr. U. S. Nat. Herb.*, t. V, p. 484.

1904. — Are plants of sea beaches and dunes true halophytes? *Bot. Gaz.*, t. XXXVII, p. 424.

1904-1908. Kirchner, Loew und Schroeter. — Lebensgeschichte der Blüthenpflanzen Mitteleuropas, Stuttgart, t. I, 1, p. 333.

1889. Knuth. — Der Ueberzug von *Crambe maritima*. *Humboldtia*, t. VIII, p. 30.

1890. Lesage. — Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. *Rev. gén. Bot.*, t. II, p. 55.

1866. Licopoli. — Sulla formazione di alcuni organi nella *Statice monopetala* destinati all'escrezione di sostanza minerale. *Ann. dell'Accad. d. aspir. natural. di Napoli.*

1869. — Sulla struttura anatomica della foglia nell'*Atriplex nummularia*. *Ann. dell' Accad. d. aspir. natural. di Napoli.*

1878. Licopoli. — Gli stomi e le glandole nelle piante. *Atti d. R. Accad. d. sc. fis. e matem. di Napoli*, t. VIII.

1898. Lloyd. — Flore de l'Ouest de la France, Nantes et Paris, 5e éd., par Gadeceau.

1882. Mangin. — Sur le développement des cellules spiralées. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. XXIX, p. 14.

1887. Marloth. — Zur Bedeutung der Salz abscheidenden Drüsen der Tamariscineen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. V, p. 319.

1888-1889. Masclef. — Études sur la géographie botanique du Nord de la France. *Journ. de Bot.*, t. II, p. 177; t. III, p. 39.

1908. Massart. — Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. *Rec. Instit. bot. Léo Erréra* (*Univ. de Bruxelles*), t. VII, p. 167 (et *Bull. soc. roy. Bot. Belg.*, t. XLIII).

1886. Maury. — Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 7e sér., t. IV, p. 1.

1887. — Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien. *Ass. fr. avanc. Sciences*, Congr. de Toulouse, 2e part., p. 604.

1899 *a*. Meyer (W.-M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Caryophyllaceen und Primulaceen. *Inaug. Diss.* Göttingen.

1899 *b*. — Ueber den Einfluss von Witterungs-und Bodenverhältnissen auf den anatomischen Bau der Pflanzen. *Bot. Centr.*, t. LXXIX, p. 337.

1904. Molliard. — Sur une des conditions de développement du tissu bulliforme chez les Graminées. *Bull. soc. bot. Fr.*, t. LI, p. 76.

1906. Monteil. — Anatomie comparée de la feuille des Chénopodiacées. *Trav. lab. mat. médic. Éc. sup. Pharm. de Paris*, t. IV.

1894. Pammel (L.-H.). — The Russian Thistle (*Salsola Kali* var. *Tragus*). *Iowa Agricult. Coll. Exper. Stat.*, Bull. n° 26.

1900. Pantanelli. — Anatomia fisiologica delle *Zygophyllaceæ*. *Atti soc. natural. di Modena*, ser. 4, t. XXXIII, p. 93.

1907. Pécout. — Étude botanique et chimique de l'*Echinophora spinosa* L. et de ses variations morphologiques. *Th. Doct. Univ. Pharm.* Montpellier.

1888. Petersen (O.-G.). Momenter til Caryophyllaceernes Anatomi. *Bot. Tidsskr.*, t. XVI, p. 187.

1882. Pick. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. *Bot. Centr.*, t. XI, p. 400.

1898. Pilger. — Vergleichende Anatomie der Gattung *Plantago*, mit Rücksicht auf die Existenzbedingungen. *Engl. bot. Jahrb.*, t. XXV, p. 296.

1902. Pons. — Primo contributo per una rivista critica delle specie italiane del genere *Atriplex* L. *Nuovo Giorn. bot. ital.*, ser. 2, t. IX, p. 33.

1860. Regnault. — Recherches sur les affinités de structure des tiges des plantes du groupe des Cyclospermées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 4e sér., t. XIV, p. 133.

1903. Ricôme. — Influence du chlorure de sodium sur la transpiration et et l'absorption de l'eau chez les végétaux. *C. R. Acad. Sc.*, CXXXVII, t. II, p. 141.

1897. Rosenberg. — Ueber die Transpiration der Halophyten. *Oefvers. af K. Svenska Vet.-Akad. Förhandl.*, n° 9, p. 531.

1891. Sauvageau. — Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. *Ann. sc. nat. Bot.*, 7e série, t. XIII, p. 103.

1890. Schimper (A.-F.-W.). — Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration vornehmlich in der Flora Java's. *Monatsber. d. Berlin. Akad. d. Wiss.*, t. VII.

1891. — Die indomalayische Strandflora. *Bot. Mitth. aus d. Tropen*, t. III.

1903. Schimper. — Plant-Geography upon a physiological basis. Trad. angl., Oxford, de « Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 1898, Iéna. ».

1898. Schmidt (J.). — Om ydre Faktorers Inflydelse paa Lovbladets anatomiske Bygning hos en af vore Strandplanter. *Bot. Tidsskr.*, t. XXII.

1902. Schmidt (W.). — Untersuchungen über die Blatt und Samenstruktur bei den Loteen. *Beih. Bot. Centr.*, t. XII, p. 425.

1910. Schtscherback. — Ueber die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice Gmelini*. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. XXVIII, p. 30.

1893. Solereder. — Ein Beitrag zur anatomischen Charakteristik und zur Systematik der Rubiaceen. *Bull. Herb. Boissier*, t. I, p. 167.

1899. — Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart. — Supplément, 1908.

1901. Solms-Laubach. — Ueber die in der Oase Biskra und in deren nächster Umgebung wachsenden spiroloben Chenopodeen. I. *Bot. Zeit.*, t. LIX, p. 159.

1909. — Id. II. *Zeitschr. f. Bot.*, t. I, p. 157.

1880. Stahl. — Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationssystems. *Bot. Zeit.*, t. XXXVIII, p. 268.

1894. — Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. *Bot. Zeit.*, t. LII, p. 117.

1891. Treiber. — Ueber den anatomischen Bau des Stammes der Asclepiadeen. *Bot. Centr.*, t. XLVIII, p. 209.

1882. Tschirsch. — Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.*, t. XIII, p. 544.

1889. Vandenberghe. — Études des graines et de la germination des Salicornes de Heyst et de Terneuzen. *Bull. Acad. roy. Belg.*, t. XXVIII, p. 719.

1890. — Bijdrage tot de studie der belgische Kustflora. *Bot. Jaarb. Kruidk. Genootsch. Dodonæa*, Gand, p. 162.

1880. Vesque. — De l'influence des matières salines sur l'absorption de l'eau par les racines. *Ann. sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. IX, p. 5.

1882 *a*. — L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. sc. nat. Bot.*, 6e sér., t. XIII, p. 5.

1882 *b*. — Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées. *Ann. sc. nat. Bot*, 6e sér., t. XIII, p. 47.

1883. — Contribution à l'histologie systématique de la feuille des Caryophyllinées. *Ann. sc. nat. Bot.*, 6e série, t. XV, p. 105.

1885. — Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille. *Ann. sc. nat. Bot.*, 7e sér., t. I, p. 183.

1884 *a*. Volkens. — Ueber die Kalkdrüsen der Plumbagineen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, t. II, p. 334.

1884 *b*. — Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane. *Jahrb. bot. Gart. u. bot. Mus. Berlin*, t. III, p. 35.

1887. — Die Flora der aegyptisch-arabischen Wüste, Berlin.

1887. Vuillemin. — Recherches sur quelques glandes épidermiques. *Ann. sc. nat. Bot.*, 7e sér., t. V, p. 152.

1877. Warming. — Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. *Bot. Tidsskr.*, t. X.

1884. — Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. *Naturh. Foren. Festskr.*

1890. — Fra Vesterhavskystens Marskegne. *Vidensk. Meddel. fra. d. naturh. Foren.*, t. V, 1, p. 206.

1891. — De psammophile Formationer i Danmark. *Vidensk. Meddel. fra d. naturh. Foren.* t. V, 3, p. 153.

1897.* — Halofyt-Studier. *K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. R. natur. og math. Afd.*, t. VIII, p. 173.

1902. Warming. — Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine. Trad. allem. (2e édit.), Berlin, de « Plantesamfund. Grundtræk af den okologiske Plantegeografi, Copenhague, 1895 ».

1906. — Dansk Plantevækst. I. Strandvegetation, Copenhague et Christiania.

1881. Westermaier. — Die Ausbildung des mechanischen Gewebesystems als Familiencharakter. *Monatsber. über. d. Verhandl. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss.*, t. XLVI, p. 1051.

1886. Winkler. — Die Keimpflanze der *Salicornia herbacea* L. und des *Lepidium incisum* Roth. *Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg*, t. XXVIII, p. 32.

1885. Woronine.. — Notiz über die Struktur der Blätter von *Statice monopetala* L. *Bot. Zeit.*, t. XLIII, p. 177.

RECHERCHES SUR

L'INFLUENCE DES SOLUTIONS SUCRÉES DE DIVERS DEGRÉS DE CONCENTRATION

SUR LA

RESPIRATION, LA TURGESCENCE ET LA CROISSANCE DE LA CELLULE

Par A. MAIGE et G. NICOLAS

INTRODUCTION.

Si de nombreuses recherches ont montré d'une manière indiscutable l'action souvent considérable des solutions nutritives organiques sur la respiration, par contre, l'étude des modifications que subit l'influence de ces solutions, quand on en fait varier la concentration, n'a retenu l'attention que de rares physiologistes.

Puriewitsch (1) a étudié l'influence sur le quotient respiratoire de l'*Aspergillus niger* des solutions de dextrose, saccharose, raffinose, et d'autres substances organiques, telles que la mannite et la glycérine, prises à des degrés divers de concentration. En ce qui concerne spécialement les sucres, dont nous nous sommes occupés dans ce travail, les recherches de cet auteur ont montré l'existence d'un optimum du rapport $\frac{CO^2}{O}$ pour des concentrations de dextrose ou de saccharose voisines de 10 p. 100.

(1) Puriewitsch, Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 1900.

Palladine et Komleff (1) ont étudié l'influence de la concentration des solutions de saccharose sur l'intensité respiratoire normale des feuilles étiolées de fève, et ont constaté qu'il existe un optimum de dégagement du gaz carbonique correspondant à une concentration d'environ 5 p. 100.

Les mêmes auteurs se sont préoccupés également, dans leur travail, de l'influence des variations brusques de concentration sur l'énergie respiratoire normale. Leurs expériences ont porté sur le saccharose et les ont conduits aux conclusions suivantes : le transport des feuilles étiolées de *Vicia Faba* d'une solution dans une autre moins concentrée détermine un accroissement de leur énergie respiratoire, tandis que le transport inverse produit un effet opposé.

D'après ce qui précède, on voit que l'influence sur la respiration de la concentration des sucres a été étudiée très incomplètement : parmi les sucres, le saccharose a seul fait l'objet de recherches un peu étendues et de plus, les résultats obtenus, malgré l'intérêt qu'ils présentent, n'apportent aucune donnée permettant de pénétrer le mécanisme compliqué, en quelque sorte osmotique et chimique, que les solutions diversement concentrées exercent sur la physiologie respiratoire de la cellule.

Nous avons repris l'étude de cette question en opérant sur des sucres variés, saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose, et avec la préoccupation de dégager l'influence des divers facteurs qui interviennent lorsque l'on fait varier la concentration des solutions. Cette influence se traduit par deux phénomènes.

1° Par une variation de turgescence qui peut déterminer, suivant la concentration de la solution, soit une croissance, soit une plasmolyse (2) de la cellule.

2° Par une pénétration de la substance dissoute à l'intérieur des cellules, pénétration qui dépend de la nature et de la concentration de la solution employée.

(1) Palladine et Komleff, Influence de la concentration des solutions sur l'énergie respiratoire et sur la transformation des substances dans les plantes. *Rev. gén. de Bot.*, 1902.

(2) Nous avons généralisé dans ce travail le sens du mot plasmolyse en l'étendant à toute variation de turgescence qui se traduit par un abaissement de poids des organes.

Or l'action de ces deux facteurs est susceptible d'une évaluation facile : les variations du poids frais par gramme des organes cultivés sur les solutions peuvent servir, en effet, à mesurer les variations de croissance ou de plasmolyse des cellules qui les composent, et, d'autre part, l'accroissement de poids sec par gramme de poids frais permet d'évaluer avec une approximation très suffisante la quantité de sucre qui a pénétré à leur intérieur.

Nous avons donc étudié l'action de la concentration des solutions sucrées non seulement sur la respiration, mais en même temps sur la croissance et la plasmolyse des cellules et sur la pénétration des sucres à leur intérieur.

Dans un travail antérieur (1) nous avons étudié l'influence que produisent, sur la respiration de la cellule, les variations de la turgescence ; les résultats, que nous avons obtenus, nous seront très utiles pour apprécier la part de ce facteur dans l'interprétation de nos expériences.

Nos recherches ont porté, pour chaque sucre, aussi bien sur l'influence des concentrations progressivement croissantes, que sur l'action des variations brusques de concentration. Les résultats, que nous avons obtenus, nous ont amenés également à comparer entre elles les actions des différents sucres, et nous avons étudié dans ce but l'influence de solutions également concentrées de saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose.

Ce travail comprend six chapitres :

Le chapitre premier traite de la technique suivie dans nos expériences.

Dans le chapitre II nous exposons nos recherches sur l'influence des solutions sucrées de concentration relativement faible, croissant entre 0 et 10 p. 100, soit que ces solutions permettent à la cellule de continuer sa croissance (cellules de fève), soit qu'elles en suspendent le développement, ou même en déterminent la plasmolyse (cellules de haricot).

Nous avons essayé ensuite, dans le chapitre III, de nous rendre compte de l'action qu'exercent comparativement les

(1) A. Maige et G. Nicolas, Recherches sur l'influence des variations de la turgescence sur la respiration de la cellule. *Rev. gén. Bot.*, 1910.

différents sucres étudiés, pris à une même concentration de 10 p. 100.

Le chapitre IV est relatif à nos expériences sur l'influence des concentrations élevées, supérieures à 10 p. 100.

Dans le chapitre V nous avons abordé l'action des changements brusques de concentration.

Enfin les résultats de toutes nos expériences sont examinés et discutés dans le dernier chapitre.

Nous avons profité du matériel, que nous avons utilisé dans ce travail, pour faire en même temps un certain nombre d'expériences sur la respiration intramoléculaire (1), mais nos recherches sur cette question sont encore incomplètes, et, dans ce mémoire, nous n'exposons que les résultats que nous avons obtenus sur la respiration à l'air libre.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

Nous avons choisi, pour ces recherches, des organes que l'expérience nous a montrés particulièrement sensibles à l'action des solutions sucrées. Nous avons utilisé ainsi, soit des bourgeons étiolés de fève, coupés après un séjour de deux à trois semaines à l'obscurité, soit des embryons de haricot, dépourvus de leurs cotylédons, et cultivés à l'obscurité sur du buvard humide jusqu'à épuisement de leurs réserves d'amidon. La disparition de ce dernier, qui était vérifiée au microscope par l'action d'une solution iodée, survient avant que l'embryon ait acquis la taille définitive qu'il peut atteindre dans les cultures.

Si l'on vient à placer ces matériaux d'expérience sur de l'eau distillée ou sur une solution sucrée faiblement concentrée (1 p. 100 par exemple), on constate qu'au bout de vingt-quatre heures, par exemple, leur poids frais a subi un accroissement notable, qui se traduit extérieurement par une croissance linéaire ou en surface des plus visibles. Pour se rendre compte

(1) A. Maige et G. Nicolas, Influence de la concentration des solutions de quelques sucres sur la respiration. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXLVII, 1908.

exactement de l'action des solutions sur les cellules, il était nécessaire de préciser le mécanisme de cette croissance. Dans ce but, un certain nombre d'embryons de haricot et de bourgeons étiolés de fève, cultivés sur l'eau pure ou sur des solutions de saccharose diversement concentrées (1, 5, 10 p. 100), dans les conditions mêmes de nos expériences, ont été fixés au liquide de Flemming, inclus dans la paraffine, et examinés, au point de vue cytologique, sur des coupes de 5 μ traitées au triple colorant de Flemming. Cette étude préliminaire nous a montré que les divisions nucléaires étaient dans tous les cas extrêmement rares, et, par suite, qu'il fallait attribuer la croissance des organes cultivés sur les solutions, non à la multiplication des cellules, mais à leur accroissement en volume, provenant évidemment d'une augmentation de turgescence, résultant d'une pression osmotique du suc cellulaire plus élevée que celle du milieu extérieur de culture.

Il résulte de cette observation cette conséquence importante qu'un gramme de poids frais des matériaux, pesés avant le séjour sur les solutions, renfermera toujours le même nombre et les mêmes cellules et, par suite, que les variations de son volume, de sa substance sèche et de sa respiration refléteront en quelque sorte celles de chacune des cellules qui le composent. C'est donc une étude de physiologie cellulaire que nous avons entreprise

Lorsque l'on cultive des lots comparables de bourgeons étiolés de fève, ou d'embryons de haricot sur des solutions sucrées de concentration croissante, et que l'on évalue, au bout de vingt-deux heures, par exemple, leur accroissement de poids frais, on constate que cet accroissement va en diminuant constamment avec la concentration, pour devenir nul, puis négatif. Le fait n'a rien d'inattendu, la diminution de croissance, puis la plasmolyse des cellules étant évidemment dues à l'augmentation de pression osmotique du milieu extérieur, mais il est à remarquer que les matériaux, que nous avons employés se sont comportés très différemment à ce point de vue. Tandis que les cellules de fève continuent à croître dans les solutions à 10 p. 100 de tous les sucres étudiés, celles de haricot voient leur croissance arrêtée par des solutions beaucoup plus faibles, à 3 p. 100, par exemple, pour le glucose.

Ces derniers matériaux étaient donc plus faciles à utiliser pour l'étude des solutions à pression osmotique relativement élevée vis-à-vis de celle du contenu de la cellule, et capables de provoquer l'arrêt de croissance et même la plasmolyse de celle-ci ; les premiers, au contraire, étaient plus favorables à l'étude des solutions de concentration insuffisante pour arrêter l'accroissement cellulaire.

A l'aide de ces deux types de matériaux, nous avons étudié l'influence sur la cellule :

a. De la croissance progressive de la concentration des solutions d'un même sucre.

b. De solutions également concentrées de sucres différents.

c. Du changement brusque de concentration.

Voici le mode opératoire employé dans chacun de ces cas :

a. Plusieurs lots (quatre en général), aussi comparables que possible, de bourgeons étiolés de fève ou d'embryons de haricot (1) étaient pesés, puis placés sur des solutions sucrées de concentration croissante pendant une durée qui, suivant les expériences, a varié de quinze à vingt-trois heures. Au bout de ce temps, les lots étaient retirés des solutions, séchés au papier buvard, pesés de nouveau et, afin d'étudier leur respiration normale par la méthode de l'atmosphère confinée, on les introduisait, de deux minutes en deux minutes, dans des éprouvettes jaugées, entourées d'un manchon de papier noir et remplies d'air atmosphérique pur. Après un temps qui variait de une à deux heures, suivant les expériences, on faisait une prise de gaz dans les éprouvettes, qui étaient reportées sur la cuve à mercure dans le même ordre et aux mêmes intervalles de temps.

Les analyses ont été faites à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. L'analyse de l'air où les plantes avaient respiré était faite en deux fois. On dosait tout d'abord le gaz carbonique à

(1) Dans le cas de la fève, nous expérimentions sur des bourgeons provenant de plantules issues de graines mises à germer en même temps à l'obscurité. Avant de couper les bourgeons, on éliminait les plantules dont la germination avait été soit trop hâtive, soit trop tardive. Dans le cas du haricot, les lots étaient prélevés sur 200 à 300 embryons mis à germer en même temps sur du buvard humide, à l'obscurité, parmi lesquels on enlevait, au préalable, ceux dont la taille était trop différente de la moyenne.

l'aide de la potasse concentrée, puis le tube de l'appareil était lavé, séché, et l'on faisait une deuxième analyse pour doser $CO^2 + O$ par l'absorption à l'aide du pyrogallate de potasse concentré. L'expérience nous a montré, qu'en procédant de cette manière, on arrivait à des résultats plus précis qu'en effectuant l'analyse complète en une seule opération.

Le volume de l'atmosphère confinée où respiraient les lots a été évalué en supposant leur densité égale à 1 et en retranchant leur volume (indiqué par le nombre qui représentait leur poids) de celui, connu d'avance, correspondant au trait de jauge marqué sur les éprouvettes.

Nous ne croyons pas devoir insister sur les petits détails et sur les causes d'erreurs que comporte la méthode de l'atmosphère confinée telle que nous l'avons employée, et nous renverrons pour ces questions au mémoire que l'un de nous a déjà publié sur la respiration (1).

Les résultats fournis par les pesées et par les analyses permettent de calculer facilement pour chaque lot :

1° L'accroissement de poids frais par gramme, après séjour sur les solutions.

2° Le volume CO^2, en centimètres cubes, de gaz carbonique dégagé en une heure par 1 gramme de poids frais primitif pendant la respiration.

3° Le volume O d'oxygène absorbé dans les mêmes conditions.

4° Le rapport $\frac{CO^2}{O}$ des volumes de gaz carbonique et d'oxygène mis en jeu par la respiration.

Dans un certain nombre d'expériences, les organes utilisés ont été extraits des éprouvettes après l'étude de leur respiration, soumis à la dessiccation pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° et pesés de nouveau. Ces données permettent de calculer facilement les quantités de substance sèche que renferment les différents lots par gramme de poids frais primitif, et de se rendre compte de la loi suivant laquelle cette quantité varie avec la concentration des solutions. Cette loi s'étant dégagée nettement dès nos premières recherches, nous n'avons

(1) A. Maige, Recherches sur la respiration de la fleur. *Rev. gén. de Bot.*, 1907.

pas jugé utile de faire l'évaluation des poids secs dans toutes nos expériences.

b. La technique suivie pour étudier l'influence des solutions également concentrées de sucres différents est identique à celle qui vient d'être exposée, mais les différents lots, au lieu d'être placés, après pesée, sur les solutions plus ou moins concentrées d'un même sucre, étaient transportés sur les solutions également concentrées des divers sucres étudiés.

c. Nous expérimentions en même temps sur deux lots A et B. Ces lots étaient pesés, puis placés, pendant un temps qui a varié, suivant les expériences, de treize à vingt et une heures, le premier sur une solution faible, le second sur une solution plus concentrée. Les deux lots étaient ensuite retirés, séchés, pesés et introduits pendant une heure dans des éprouvettes renfermant un volume connu d'air atmosphérique normal et placées à l'obscurité, pour l'étude de leur respiration. Cette opération terminée, les deux lots étaient retirés des éprouvettes et transportés de nouveau sur les solutions, mais le lot A était placé sur la solution forte et le lot B sur la solution faible. Après une heure les lots étaient retirés, séchés, pesés et leur respiration était de nouveau étudiée dans les mêmes conditions que précédemment.

Dans quelques expériences, la respiration des lots A et B était seulement étudiée après le changement de concentration et comparée alors à celle de deux autres lots A' et B', aussi semblables à A et B que possible et qui restaient jusqu'à la fin de l'expérience, le premier sur la même solution faible que A, le deuxième sur la solution forte de B.

Les résultats des pesées et des analyses de gaz permettent dans tous les cas de calculer facilement :

1° Le volume CO^2 en centimètres cubes du gaz carbonique dégagé pendant une heure par 1 gramme de poids frais primitif, avant et après le changement de concentration.

2° Le volume O d'oxygène absorbé dans les mêmes conditions.

3° Le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ avant et après le changement de concentration.

Nous avons également évalué l'accroissement par gramme de

poids frais primitif résultant du séjour sur la première solution, ainsi que la variation de poids résultant du changement de concentration, rapportée au gramme de poids frais des lots pesés après leur séjour sur les premières solutions.

CHAPITRE II

INFLUENCE DES SOLUTIONS SUCRÉES DE CONCENTRATIONS PROGRESSIVEMENT CROISSANTES (0 à 10 p. 100).

A. — BOURGEONS ÉTIOLÉS DE FÈVE

Première Expérience

Quatre lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés, puis placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *saccharose* à 1, 5, 10 p. 100. Au bout de vingt-deux heures, ces différents lots ont été retirés de leurs solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée pendant laquelle les organes ont respiré dans les éprouvettes a été de une heure et demie et la température moyenne de 17°. Après l'expérience les quatre lots ont été desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100°, et leurs poids secs ont été évalués au bout de ce temps par une nouvelle pesée.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	2,868	3,548	0,237
Saccharose 1 p. 100.......	2,822	3,479	0,232
Saccharose 5 —	2,870	3,483	0,213
Saccharose 10 —	2,564	2,962	0,155

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais primitif.	Accroissement du poids sec avec l concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	0,513	0,179	»
Saccharose 1 p. 100	0,529	0,187	0,008
Saccharose 5 —	0,565	0,196	0,017
Saccharose 10 —	0,552	0,215	0,036

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée..............	0,244	0,471	0,51
Saccharose 1 p. 100.......	0,308	0,528	0,58
Saccharose 5 —	0,382	0,584	0,65
Saccharose 10 —	0,423	0,606	0,69

Deuxième Expérience

Quatre lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés, puis placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *lactose* à 1, 5, 10 p. 100. Au bout de vingt-deux heures, ces différents lots ont été retirés de leurs solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes jaugées à 25 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal.

La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 17°. Les quatre lots ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	2,457	3,077	0,252
Lactose 1 p. 100..........	2,673	3,349	0,252
Lactose 5 —	2,665	3,135	0,176
Lactose 10 —	2,570	2,815	0,095

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais primitif.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	0,429	0,174	»
Lactose 1 p. 100..........	0,478	0,179	0,005
Lactose 5 —	0,495	0,186	0,012
Lactose 10 —	0,488	0,189	0,015

Respiration.

	CO^2 gr.-heure,	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée..............	0,195	0,383	0,51
Lactose 1 p. 100..........	0,217	0,409	0,53
Lactose 5 —	0,198	0,368	0,54
Lactose 10 —	0,206	0,367	0,56

Les faibles différences qui existent entre les différents lots dans l'expérience précédente, soit pour le gaz carbonique dégagé, soit pour l'oxygène absorbé, nous ont conduits à faire les deux expériences de contrôle suivantes.

Troisième Expérience

Deux lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés sur de l'eau distillée et sur une solution de *lactose* à 1 p. 100. Au bout de quinze heures, les lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes jaugées à 10 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de une heure et la température de 25°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 15 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,632	0,730	0,155
Lactose 1 p. 100	0,528	0,612	0,159

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,466	0,709	0,65
Lactose 1 p. 100	0,473	0,727	0,65

Quatrième Expérience

Deux lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés sur des solutions de *lactose* à 1 p. 100 et 10 p. 100. Au bout de quinze heures, ces lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal.

La durée de l'expérience a été de une heure et la température de 26°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 15 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Lactose 1 p. 100	1,391	1,680	0,207
Lactose 10 —	1,390	1,501	0,079

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Lactose 1 p. 100	0,539	0,876	0,61
Lactose 10 —	0,508	0,767	0,66

Cinquième Expérience

Quatre lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés, puis placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *maltose* à 1, 5, 10 p. 100. Au bout de vingt-deux heures, ces différents lots ont été retirés de leurs solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes jaugées à 25 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal.

La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 17°. Les quatre lots ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	2,929	3,401	0,161
Maltose 1 p. 100	2,885	3,332	0,154
Maltose 5 —	2,891	3,264	0,129
Maltose 10 —	2,820	3,056	0,083

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,486	0,166	»
Maltose 1 p. 100	0,490	0,169	0,003
Maltose 5 —	0,499	0,172	0,006
Maltose 10 —	0,520	0,184	0,018

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,173	0,354	0,48
Maltose 1 p. 100	0,190	0,351	0,54
Maltose 5 —	0,223	0,383	0,58
Maltose 10 —	0,256	0,448	0,57

Sixième Expérience

Quatre lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés, puis placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *glucose* à 1, 5, 10 p. 100. Au bout de vingt-deux heures, ces différents lots ont été retirés de leurs solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes jaugées à 25 centimètres cubes et renfermant de l'air atmosphérique normal. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 17°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,450	1,753	0,209
Glucose 1 p. 100	1,342	1,604	0,195
Glucose 5 —	1,242	1,502	0,209
Glucose 10 —	1,433	1,582	0,103

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,195	0,369	0,53
Glucose 1 p. 100	0,217	0,380	0,57
Glucose 5 —	0,288	0,443	0,65
Glucose 10 —	0,343	0,490	0,70

Septième Expérience

Quatre lots aussi comparables que possible de bourgeons étiolés de fève ont été pesés, puis placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *lévulose* à 1, 5, 10 p. 100 pendant vingt-deux heures. Les différents lots ont été ensuite séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes jaugées à 25 centimètres

cubes pour l'étude de leur respiration normale. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 16°,5. Les quatre lots ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	2,086	2,560	0.227
Lévulose 1 p. 100.........	1,316	1,564	0,188
Lévulose 5 —	1,926	2,145	0,113
Lévulose 10 —	2,304	2,341	0,016

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gramme de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,362	0,173	»
Lévulose 1 p. 100.........	0,235	0,178	0,005
Lévulose 5 —	0,352	0,182	0,009
Lévulose 10 —	0,440	0,191	0,018

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée..............	0,225	0,410	0,54
Lévulose 1 p. 100.........	0,276	0,411	0,67
Lévulose 5 —	0,282	0,428	0,65
Lévulose 10 —	0,300	0,455	0,66

B. — EMBRYONS DE HARICOT

Nous nous sommes proposé d'étudier dans ces expériences l'influence des solutions qui produisent une plasmolyse de la cellule et, afin d'opérer sur les concentrations inférieures à 10 p. 100, nous avons choisi comme matériel les embryons de haricot dont les cellules possèdent, une fois développées, une pression osmotique relativement beaucoup plus faible que celles des bourgeons étiolés de fève.

Huitième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot, ayant atteint la taille maximum qu'ils peuvent acquérir sur l'eau distillée, ont été pesés et placés pendant vingt-deux heures sur de l'eau distillée et sur des solutions de *saccharose* à 1, 5, 10 p. 100. Au bout de ce temps, les embryons ont été retirés des solutions, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 15°.

Les embryons ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	1,515	1,460	—0,036
Saccharose 1 p. 100.......	1,499	1,415	—0,056
Saccharose 5 —	1,502	1,335	—0,111
Saccharose 10	1,487	1,305	—0,122

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	0,173	0,114	»
Saccharose 1 p. 100.......	0,175	0,117	0,003
Saccharose 5 —	0,187	0,124	0,010
Saccharose 10 —	0,197	0,132	0,018

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée..............	0,137	0,245	0,56
Saccharose 1 p. 100.......	0,144	0,244	0,59
Saccharose 5 —	0,187	0,279	0,67
Saccharose 10 —	0,206	0,295	0,70

Neuvième Expérience

Cinq lots d'embryons de haricot plus jeunes que les précédents ont été pesés et placés pendant vingt-deux heures sur de l'eau

distillée et sur des solutions de *maltose* à 1, 3, 5, 10 p. 100. Au bout de ce temps, les embryons ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température de 16 à 17°. Les embryons ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	1,419	1,507	0,062
Maltose 1 p. 100..........	1,446	1,506	0,041
Maltose 3 —	1,485	1,531	0,030
Maltose 5 —	1,526	1,550	0,015
Maltose 10 —	1,562	1,528	—0,021

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Variation du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,161	0,113	»
Maltose 1 p. 100..........	0,159	0,110	—0,003 (1)
Maltose 3 —	0,172	0,115	0,002
Maltose 5 —	0,182	0,119	0,006
Maltose 10 —	0,200	0,128	0,015

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Eau distillée..............	0,147	0,313	0,47
Maltose 1 p. 100..........	0,153	0,307	0,50
Maltose 3 —	0,174	0,318	0,55
Maltose 5 —	0,206	0,356	0,58
Maltose 10 —	0,232	0,375	0,62

Dixième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricots de même âge que les précédents ont été pesés et placés pendant vingt-deux heures sur de l'eau distillée et sur des solutions de *lactose* à 1, 5,

(1) Cette valeur négative est due évidemment à une différence individuelle de lot.

10 p. 100. Les embryons ont été ensuite retirés des solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température de 17 à 18°. Les embryons ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,605	1,708	0,064
Lactose 1 p. 100	1,602	1,697	0,058
Lactose 5 —	1,547	1,568	0,013
Lactose 10 —	1,704	1,554	—0,088

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,168	0,104	«
Lactose 1 p. 100	0,173	0,107	0,003
Lactose 5 —	0,169	0,109	0,005
Lactose 10 —	0,195	0,114	0,010

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Eau distillée	0,139	0,258	0,54
Lactose 1 p. 100	0,154	0,261	0,59
Lactose 5 —	0,168	0,251	0,67
Lactose 10 —	0,264	0,389	0,68

Onzième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *glucose* à 1, 5, 10 p. 100. Après vingt-deux heures, les lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de une heure et demie, et la température moyenne de 17 à 18°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,513	1,546	0,021
Glucose 1 p. 100	1,540	1,581	0,026
Glucose 5 —	1,559	1,480	—0,050
Glucose 10 —	1,595	1,376	—0,132

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,137	0,280	0,49
Glucose 1 p. 100	0,179	0,326	0,55
Glucose 5 —	0,238	0,372	0,64
Glucose 10 —	0,321	0,445	0,72

Douzième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur de l'eau distillée et sur des solutions de *lévulose* à 1, 3, 5, 10 p. 100. Après vingt-deux heures, les lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits, pour l'étude de leur respiration, dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 16°,5. Les embryons ont été ensuite soumis à la dessiccation pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,195	1,284	0,074
Lévulose 1 p. 100	1,214	1,303	0,073
Lévulose 3 —	1,161	1,183	0,018
Lévulose 5 —	1,181	1,177	—0,003
Lévulose 10 —	1,164	0,963	—0,172

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,139	0,116	»
Lévulose 1 p. 100	0,145	0,119	0,003
Lévulose 3 —	0,144	0,124	0,008
Lévulose 5 —	0,158	0,133	0,017
Lévulose 10 —	0,173	0,149	0,033

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée..............	0,172	0,339	0,51
Lévulose 1 p. 100.........	0,202	0,348	0,58
Lévulose 3 —	0,236	0,363	0,65
Lévulose 5 —	0,273	0,413	0,66
Lévulose 10 —	0,432	0,540	0,80

CHAPITRE III

Influence comparée des solutions sucrées de même concentration (10 p. 100).

Treizième Expérience

Six lots de bourgeons étiolés de fève, aussi comparables que possible, ont été pesés et placés pendant vingt-deux heures sur de l'eau distillée et des solutions à 10 p. 100 de saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose. Au bout de ce temps, les différents lots ont été séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure un quart, et la température moyenne de 15°. Les six lots ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100°, puis pesés de nouveau pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	1,629	1,866	0,145
Saccharose................	1,642	1,780	0,084
Maltose....................	1,648	1,755	0,064
Lactose....................	1,643	1,706	0,038
Glucose....................	1,622	1,667	0,027
Lévulose..................	1,606	1,590	—0,009

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec sur les solutions.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée..............	0,276	0,169	»
Saccharose................	0,341	0,207	0,038

Maltose	0,323	0,195	0,026
Lactose	0,311	0,189	0,020
Glucose	0,315	0,194	0,025
Lévulose	0,296	0,184	0,015

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,236	0,475	0,49
Saccharose	0,334	0,537	0,62
Maltose	0,290	0,513	0,56
Lactose	0,214	0,397	0,54
Glucose	0,363	0,591	0,61
Lévulose	0,294	0.500	0,58

Les différences entre les chiffres trouvés étant assez faibles, il nous a paru nécessaire de les contrôler par plusieurs expériences.

Quatorzième Expérience

Six lots de bourgeons étiolés de fève, aussi comparables que possible, ont été pesés et placés pendant vingt-trois heures sur de l'eau distillée et sur des solutions à 10 p. 100 de saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose. Après ce séjour, les différents lots ont été séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et la température de 17°. Les six lots ont été ensuite desséchés pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° pour l'évaluation de leurs poids secs.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 23 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,885	2,153	0,142
Saccharose	2,086	2,339	0,121
Maltose	2,095	2,268	0,082
Lactose	1,926	2,020	0,048
Glucose	1,899	2,014	0,060
Lévulose	2,014	2,063	0,024

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec sur les solutions.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,350	0,185	»
Saccharose	0,437	0,209	0,024

Maltose	0,410	0,195	0,010
Lactose	0,370	0,192	0,007
Glucose	0,396	0,208	0,023
Lévulose	0,398	0,197	0,012

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Eau distillée	0,287	0,589	0,48
Saccharose	0,331	0,587	0,56
Maltose	0,318	0,581	0,54
Lactose	0,260	0,496	0,52
Glucose	0,350	0,599	0,58
Lévulose	0,300	0,566	0,53

Quinzième Expérience

Six lots de bourgeons étiolés de fève, aussi comparables que possible, ont été pesés et placés sur de l'eau distillée et sur des solutions à 10 p. 100 de saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose. Après vingt-sept heures, les différents lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et la température moyenne de 15°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 27 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,647	1,865	0,132
Saccharose	1,360	1,498	0,100
Maltose	1,678	1,783	0,062
Lactose	1,790	1,853	0,035
Glucose	1,514	1,580	0,043
Lévulose	1,548	1,558	0,006

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$
	c. c.		
Eau distillée	0,236	0,466	0,50
Saccharose	0,362	0,572	0,63
Maltose	0,296	0,525	0,56
Lactose	0,210	0,420	0,50
Glucose	0,335	0,549	0,61
Lévulose	0,298	0,491	0,60

Seizième Expérience

Cette expérience, ainsi que les deux suivantes, ont été faites en vue de compléter les résultats des expériences précédentes en ce qui concerne la pénétration des différents sucres dans les cellules.

Six lots comparables de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés pendant vingt-deux heures et demie sur de l'eau distillée et sur des solutions à 10 p. 100 de saccharose, maltose, lactose, glucose, lévulose. Au bout de ce temps, ces différents lots ont été séchés, pesés, soumis à la dessiccation pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 100° et pesés de nouveau pour l'évaluation de leurs poids secs. Température moyenne 15°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience. gr.	Poids frais après 22 h. 1/2 sur les solutions. gr.	Accroissement de poids frais par gramme. gr.
Eau distillée	1,402	1,645	0,173
Saccharose	1,377	1,544	0,121
Maltose	1,403	1,491	0,062
Lactose	1,413	1,470	0,040
Glucose	1.400	1,474	0,052
Lévulose	1,402	1,425	0,016

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot. gr.	Poids sec par gr. de poids frais. gr.	Accroissement du poids sec sur les solutions. gr.
Eau distillée	0,240	0,171	»
Saccharose	0,277	0,201	0,030
Maltose	0,269	0,191	0.020
Lactose	0,264	0,187	0,016
Glucose	0,277	0,197	0,026
Lévulose	0,275	0,196	0,025

Dix-septième Expérience

Cette expérience a été faite dans les mêmes conditions que la précédente. Les bourgeons sont restés vingt-quatre heures sur les solutions ; la température moyenne a été de 15°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 24 h. sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	1,403	1,639	0,168
Saccharose	1,294	1,430	0,105
Maltose	1,347	1,422	0,055
Lactose	1,312	1,331	0,014
Glucose	1,319	1,363	0,033
Lévulose	1,351	1,316	−0,025

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec sur les solutions.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,243	0,173	»
Saccharose	0,259	0.200	0,027
Maltose	0,249	0,184	0,011
Lactose	0,243	0,185	0,012
Glucose	0,255	0,193	0,020
Lévulose	0,248	0,183	0,010

Dix-huitième Expérience

Cette expérience a été faite dans les mêmes conditions que les deux précédentes ; le séjour des différents lots sur les solutions a été de vingt-deux heures et demie et la température moyenne de 15°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frai .

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. 1/2 sur les solutions.	Variation du poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,970	1,057	0,089
Saccharose	0,838	0,886	0,057
Maltose	0,954	0,966	0,012
Lactose	1,006	1,002	−0,004
Glucose	0,760	0,756	−0.005
Lévulose	1,064	1,007	−0,053

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec sur les solutions.
	gr.	gr.	gr.
Eau distillée	0,155	0.160	—
Saccharose	0,162	0.193	0.033
Maltose	0,181	0.190	0,030
Lactose	0,183	0,181	0.021
Glucose	0,146	0.192	0,032
Lévulose	0,199	0,187	0,027

CHAPITRE IV

Influence des solutions sucrées de concentration supérieure a 10 p. 100.

A. — BOURGEONS ÉTIOLÉS DE FÈVE

Dix-neuvième Expérience

Trois lots, aussi comparables que possible, de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés sur des solutions de *saccharose* à 10, 20, 30 p. 100. Après vingt-deux heures trois quart, ces lots ont été retirés, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température de 19°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. 3/4 sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Saccharose 10 p. 100.......	2,360	2,647	0,121
Saccharose 20 —	2,346	2,504	0,067
Saccharose 30 —	2,292	2,304	0,005

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Saccharose 10 p. 100.......	0,412	0,597	0,69
Saccharose 20 —	0,472	0,651	0,72
Saccharose 30 —	0,418	0,565	0,74

Vingtième Expérience

Deux lots de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés sur des solutions de *saccharose* à 15 p. 100 et à 45 p. 100. Après vingt-deux heures un quart, les deux lots ont été retirés, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes de 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et la température moyenne de 23°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. 1/4 sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Saccharose 15 p. 100.......	1,341	1,502	0,120
Saccharose 45 —	1,286	1,182	—0,080

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Saccharose 15 p. 100.......	0,521	0,744	0,70
Saccharose 45 —	0,444	0,546	0,81

Vingt-et-unième Expérience

Quatre lots de bourgeons étiolés de fève, aussi comparables que possible, ont été pesés et placés sur des solutions de *glucose* à 10, 15, 20, 30 p. 100. Après vingt-deux heures, les différents lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La température moyenne a été de 25° et la durée de l'expérience de une heure et demie.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Glucose 10 p. 100..........	1,810	2,019	0,115
Glucose 15 —	1,816	1,925	0,060
Glucose 20 —	1,568	1,530	—0,024
Glucose 30 —	1,522	1,392	—0,085

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Glucose 10 p. 100..........	0,793	0,930	0,85
Glucose 15 —	0,985	1,09	0,90
Glucose 20 —	0,963	1,04	0,92
Glucose 30 —	0,737	0,797	0,92

Vingt-deuxième Expérience

Trois lots de bourgeons étiolés de fève, aussi comparables que

possible, ont été pesés et placés sur des solution de *lévulose* à 10, 15, 20 p. 100. Après vingt-deux heures, les différents lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La température moyenne a été de 18° et la durée de l'expérience de une heure et demie.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Lévulose 10 p. 100.........	1,515	1,535	0,013
Lévulose 15 —	1,484	1,385	—0,066
Lévulose 20 —	2,244	2,034	—0,093

Poids secs.

	Poids sec de chaque lot.	Poids sec par gr. de poids frais.	Accroissement du poids sec avec la concentration.
	gr.	gr.	gr.
Lévulose 10 p. 100.........	0,297	0,196	»
Lévulose 15 —	0,300	0,202	0,006
Lévulose 20 —	0,476	0,212	0,016

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Lévulose 10 p. 100.........	0,367	0,509	0,72
Lévulose 15 —	0,422	0,543	0,77
Lévulose 20 —	0,344	0,458	0,75

Dans le but d'étudier en détail l'abaissement de CO^2 et O qui se manifeste à partir d'une certaine concentration, nous avons fait diverses expériences de variations brusques de concentration, afin d'augmenter dans des proportions diverses la teneur en sucre de la cellule. Nous donnons ici ces expériences, qui seront interprétées, de même que les précédentes, dans l'examen général des résultats.

Vingt-troisième Expérience

Un lot de bourgeons étiolés de fève a été placé pendant douze heures sur une solution de *glucose* à 10 p. 100, puis retiré, pesé et introduit pendant une demi-heure dans une éprouvette de 10 centimètres cubes pour l'étude de la respiration

normale. Le lot a été ensuite enlevé de l'éprouvette et transporté pendant deux heures sur une solution de glucose à 40 p. 100. Au bout de ce temps, le lot a été retiré, séché, pesé de nouveau, et sa respiration a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. La température de l'expérience a été de 17°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 12 h. sur la sol. de glucose à 10 p. 100.	Poids frais après 2 h. sur la solut. de glucose à 40 p. 100.
1,887	1,905	1,670

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Après le séjour sur la solution de glucose à 10 p. 100......	0,377	0,736	0,51
Après le transport sur la solution de glucose à 40 p. 100...	0,461	0,724	0,63

Vingt-quatrième Expérience

Un lot de bourgeons étiolés de fève a été pesé et placé sur une solution de *glucose* à 15 p. 100. Après 15 heures, le lot a été retiré, pesé de nouveau et introduit pendant une heure dans une éprouvette de 15 centimètres cubes pour l'étude de sa respiration. Le lot été ensuite placé pendant une heure sur une solution de glucose à 30 p. 100, puis retiré, séché et pesé de nouveau. Sa respiration a été alors étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. La température moyenne de l'expérience a été de 23°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 15 h. sur la solut. de glucose à 15 p. 100.	Poids frais après 1 h. sur la solut. de glucose à 30 p. 100.
gr.	gr.	gr.
1,455	1,469	1,422

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Après le séjour sur la solution de glucose à 15 p. 100.......	0,653	0,914	0,71
Après le transport sur la solution de glucose à 30 p. 100..	0,659	0,855	0,77

Vingt-cinquième Expérience

Un lot de bourgeons étiolés de fève a été pesé et placé sur une solution de *glucose* à 15 p. 100 pendant onze heures. Le lot a été ensuite retiré, pesé et introduit pendant une demi-heure dans une éprouvette de 10 centimètres cubes pour l'étude de sa respiration.

Les bourgeons ont été transportés ensuite sur une solution de glucose à 40 p. 100 où, après un séjour de deux heures, leur respiration fut de nouveau étudiée. Il en fut de même après un nouveau séjour de cinq heures sur le glucose à 40 p. 100. La température de l'expérience a été de 17°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 11 h. sur le glucose à 15 p. 100.	Poids frais après 2 h. sur le glucose à 40 p. 100.	Poids frais après 5 h. sur le glucose à 40 p. 100.
gr.	gr.	gr.	gr.
1,475	1,370	1,298	1,287

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Après séjour sur le glucose à 15 p. 100	0,532	0,817	0,65
Après deux heures sur le glucose à 40 p. 100	0,507	0,685	0,74
Après cinq heures sur le glucose à 40 p. 100	0,400	0,463	0,86

B. — EMBRYONS DE HARICOT

Vingt-sixième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions de *saccharose* à 5, 10, 15, 25 p. 100. Après vingt-trois heures, les lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 10 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température de 20 à 21°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 23 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Saccharose 5 p. 100.......	1,228	1,380	0,123
Saccharose 10 —	1,183	1,275	0,078
Saccharose 15 —	1,071	1,051	—0,018
Saccharose 25 —	1,129	0,831	—0,263

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Saccharose 5 p. 100.......	0,511	0,703	0,72
Saccharose 10 —	0,545	0,718	0,75
Saccharose 15 —	0,606	0,700	0,86
Saccharose 25 —	0,488	0,443	1,10

Vingt-septième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions de *glucose* à 10, 20, 30 p. 100. Après vingt-deux heures, les lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température de 21°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Glucose 10 p. 100..........	1,836	1,688	—0,080
Glucose 20 —	1,925	1,333	—0,307
Glucose 30 —	1,812	1,163	—0,358

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Glucose 10 p. 100..........	0,595	0,631	0,94
Glucose 20 —	0,425	0,431	0,98
Glucose 30 —	0,287	0,303	0,94

Vingt-huitième Expérience

Quatre lots d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions de *lévulose* à 10, 30 p. 100. Après vingt-

deux heures, ces lots ont été retirés des solutions, séchés, pesés de nouveau et introduits dans des éprouvettes de 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. La durée de l'expérience a été de une heure et demie et la température moyenne de 20° à 21°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 22 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.
Lévulose 10 p. 100	1,563	1,247	—0,202
Lévulose 20 —	1,570	1,100	—0,299
Lévulose 30 —	1,670	0,943	—0,435

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c. c.	c. c.	
Lévulose 10 p. 100	0,627	0,647	0,96
Lévulose 20 —	0,478	0,437	1,09
Lévulose 30 —	0,370	0,380	0,97

Nous avons fait également sur les embryons de haricot plusieurs expériences pour nous permettre d'étudier plus en détail l'abaissement de CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$ qui se produit aux concentrations élevées. Elles ont consisté, comme pour la fève, dans le transport sur des solutions très concentrées d'embryons cultivés déjà sur des solutions de concentration assez élevée.

Voici ces expériences :

Vingt-neuvième Expérience

Un lot d'embryons de haricot a été pesé et placé pendant vingt et une heures sur une solution de *saccharose* à 10 p. 100. Les embryons ont été ensuite séchés, pesés, et leur respiration a été étudiée pendant une heure dans une éprouvette jaugée à 15 centimètres cubes. Au bout de ce temps, les embryons ont été retirés des éprouvettes, placés pendant une heure sur une solution à 30 p. 100, puis séchés, pesés de nouveau et remis en expérience dans les mêmes conditions que précédemment pour l'étude de leur respiration. La température a été de 23°,5.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 21 h. sur le saccharose à 10 p. 100.	Poids frais après 1 h. sur le saccharose à 30 p. 100.	Variation de poids frais par gramme.
gr.	gr.	gr.	gr.
2,005	2,013	1,733	—0,131

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Après séjour sur la solution de saccharose à 10 p. 100.......	0,314	0,421	0,74
Après transport sur la solution de saccharose à 30 p. 100....	0,300	0,369	0,81

Trentième Expérience

Un lot d'embryons de haricot a été pesé et placé sur une solution de *glucose* à 20 p. 100. Après treize heures, les embryons ont été séchés, pesés et leur respiration a été étudiée, pendant une demi-heure, dans une éprouvette jaugée à 10 centimètres cubes. Les embryons ont alors été transportés pendant deux heures sur une solution de glucose à 40 p. 100, séchés, pesés de nouveau et soumis à l'expérience dans les mêmes conditions pour l'étude de leur respiration. Un deuxième transport sur le glucose à 40 p. 100 fut ensuite effectué pendant 5 heures un quart, suivi d'une nouvelle expérience de respiration. La température a été de 19°,5.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 13 h. sur le glucose à 20 p. 100.	Poids frais après 2 h. sur le glucose à 40 p. 100.	Poids frais après 5 h. 1/4 sur le glucose à 40 p. 100.
gr.	gr.	gr.	gr.
1,420	0,897	0,758	0,760

Respiration.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
	c.c.	c.c.	
Après 13 heures sur le glucose à 20 p. 100..................	0,576	0,569	1,01
Après deux heures sur le glucose à 40 p. 100...........	0,316	0,268	1,18
Après cinq heures 1/4 sur le glucose à 40 p. 100.............	0,184	0,181	1,02

CHAPITRE V

Influence des variations brusques de concentration

A. — *Bourgeons étiolés de Fève*

Trente-et-unième Expérience

Deux lots, A et B, de bourgeons étiolés de fève ont été, après pesée, placés sur des solutions à 1 et 10 p. 100 de *saccharose*. Au bout de dix-neuf heures et demie, ces lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits pendant une heure dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration.

Les lots ont été ensuite retirés des éprouvettes et replacés sur des solutions de concentration différente : le lot A sur une solution de saccharose à 10 p. 100, et le lot B sur une solution de saccharose à 1 p. 100. Au bout d'une heure, les lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et leur respiration a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment.

La température moyenne de l'expérience a été de 25°.

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais apr. 19 h. 1/2 sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais après le changement de concentrat.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,145	1,433	0,251	1,395	—0,026
Lot B....	1,547	1,814	0,172	1,875	+0,033

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
CO^2 gr.-heure..	0,464	0,723	0,531	0,775
O gr.-heure....	0,690	0,937	0,777	0,994
$\frac{CO^2}{O}$	0,67	0,77	0,68	0,78

Trente-deuxième Expérience

Deux lots, A et B, de bourgeons étiolés de fève ont été, après pesée, placés sur des solutions à 1 et 10 p. 100 de *maltose*. Après quatorze heures, ces lots ont été retirés, séchés, pesés et

introduits pendant une heure dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. Les lots ont été ensuite replacés sur les solutions, le lot A sur la solution à 10 p. 100 et le lot B sur la solution à 1 p. 100. Au bout d'une heure les lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et leur respiration a été étudiée dans les mêmes conditions qu'auparavant. La température moyenne de l'expérience a été de 26°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais apr. 14 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais apr. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,092	1,330	0,217	1,341	0,008
Lot B....	1,039	1,133	0,090	1,210	0,068

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,630	0,925	0,850	1,06
O gr.-heure....	0,946	1,205	1,083	1,24
$\frac{CO^2}{O}$	0,66	0,76	0,78	0,84

Trente-troisième Expérience

Cette expérience a été faite sur le *lactose* avec les solutions à 1 et 10 p. 100, exactement de la même manière que les deux précédentes. Le volume des éprouvettes jaugées a été de 15 centimètres cubes et la température moyenne de 26°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais apr. 15 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais apr. le changement. de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,391	1,680	0,209	1,680	»
Lot B....	1,390	1,501	0,079	1,573	0,047

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,539	0,664	0,508	0,76
O gr.-heure....	0,876	0,987	0,767	1,002
$\frac{CO^2}{O}$	0,61	0,67	0,66	0,76

Trente-quatrième Expérience

Quatre lots comparables de bourgeons étiolés de fève ont été pesés et placés, les lots A et A' sur une solution de *glucose* à 1 p. 100, les lots B et B' sur une autre solution à 10 p. 100. Après vingt et une heures, le lot A a été transporté après pesée sur la solution à 10 p. 100, et le lot B sur la solution à 1 p. 100. Une heure après, les quatre lots ont été pesés et leur respiration a été étudiée dans des éprouvettes de 25 centimètres cubes. La durée de l'expérience a été de une heure et la température de 24°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après séjour sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais apr. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A' ...	2,129	2,679	0,258	»	
Lot A....	2,010	2,509	0,248	2,363	—0,058
Lot B'...	2,016	2,202	0,092	»	
Lot B....	2,092	2,260	0,080	2,390	+0,057

Respiration.

	Lot A'.	Lot A.	Lot B'.	Lot B.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,468	0,657	0,748	0,954
O gr.-heure....	0,733	0,958	0,925	1,069
$\frac{CO^2}{O}$	0,63	0,68	0,80	0,89

Trente-cinquième Expérience

Cette expérience a été faite sur les bourgeons étiolés de fève et avec les solutions de *lévulose* à 1 p. 100 et à 10 p. 100, exactement dans les mêmes conditions que la précédente sur le glucose.

La température a été de 22°,5.

Voici les résultats obtenus.

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après séjour sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais apr. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A' ...	1,977	2,365	0,196	»	
Lot A....	1,976	2,287	0,157	2,188	—0,043
Lot B'....	1,979	2,030	0,025	»	
Lot B....	1,992	1,997	0,002	2,136	+0,069

Respiration.

	Lot A'.	Lot A.	Lot B'.	Lot B.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,397	0,491	0,543	0,718
O gr.-heure....	0,640	0,711	0,699	0,873
$\frac{CO^2}{O}$..........	0,62	0,69	0,77	0,82

B. — *Embryons de haricot*

Trente-sixième Expérience

Deux lots, A et B, d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions à 1/2 et 10 p. 100 de *saccharose*. Après vingt heures et demie, ces lots ont été retirés, séchés, pesés de nouveau et introduits pendant une heure dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. Les embryons ont été ensuite retirés des éprouvettes et placés, le lot A sur la solution à 10 p. 100 et le lot B sur la solution à 1/2 p. 100. Une heure après, les lots ont été séchés, pesés de nouveau, et leur respiration a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. La température moyenne de l'expérience a été de 23°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais apr. 20 h. 1/2 sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais ap. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,925	2,124	0,103	2,001	—0,057
Lot B....	1,965	1,986	0,010	2,087	+0,050

Respiration.

	Lot A		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,191	0,280	0,364	0,517
O gr.-heure....	0,320	0,426	0,464	0,617
$\frac{CO^2}{O}$..........	0,59	0,68	0,78	0,83

Trente-septième Expérience

Deux lots, A et B, d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions à 1 et 5 p. 100 de *maltose*. Après treize

heures, ces lots ont été retirés, séchés, pesés et introduits pendant une heure dans des éprouvettes jaugées à 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. Les embryons ont été ensuite retirés des éprouvettes et placés, le lot A sur la solution à 5 p. 100 et le lot B sur la solution à 1 p. 100. Une heure après, les lots ont été séchés, pesés de nouveau, et leur respiration a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. La température moyenne de l'expérience a été de 25°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 13 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais ap. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,527	1,586	0,038	1,635	+0,030
Lot B....	1,537	1,569	0,020	1,672	+0,065

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,233	0,320	0,297	0,352
O gr.-heure....	0,369	0,466	0,391	0,438
$\frac{CO^2}{O}$	0,63	0,68	0,75	0,80

Trente-huitième Expérience

Cette expérience a été faite sur les embryons de haricot avec les solutions de *lactose*, exactement dans les mêmes conditions que la précédente avec les solutions de maltose. La température moyenne de l'expérience a été de 25°.

Voici les résultats obtenus :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 13 h. sur les solutions.	Variation de poids frais par gramme.	Poids frais ap. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,739	1,777	0,021	1,767	—0,005
Lot B....	2,089	2,048	—0,019	2,090	+0,020

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,178	0,203	0,198	0,234
O gr.-heure....	0,317	0,322	0,328	0,345
$\frac{CO^2}{O}$	0,56	0,62	0,60	0,67

Trente-neuvième Expérience

Deux lots, A et B, d'embryons de haricot ont été pesés et placés sur des solutions à 1/2 et 3 p. 100 de *glucose*. Après quinze heures, ces lots ont été retirés, séchés, pesés et introduits dans des éprouvettes de 15 centimètres cubes pour l'étude de leur respiration. Les embryons ont été ensuite retirés des éprouvettes et placés, le lot A sur la solution à 3 p. 100 et le lot B sur celle à 1/2 p. 100. Une heure après, les lots ont été séchés, pesés de nouveau, et leur respiration a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. La température de l'expérience a été de 26°.

Voici les résultats :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 15 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais apr. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Lot A....	1,634	1,774	0,085	1,743	—0,017
Lot B....	1,660	1,717	0,034	1,758	+0,023

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,240	0,413	0,352	0,428
O gr.-heure....	0,398	0,602	0,493	0,564
$\frac{CO^2}{O}$	0,60	0,68	0,71	0,75

Quarantième Expérience

Cette expérience a été faite sur les embryons de haricot avec les solutions de *lévulose* dans les mêmes conditions que la précédente avec les solutions de glucose. La température de l'expérience a été de 26°.

Voici les résultats :

Poids frais.

	Poids frais avant l'expérience.	Poids frais après 15 h. sur les solutions.	Accroissement de poids frais par gramme.	Poids frais ap. le changement de concentration.	Variation de poids frais par gramme.
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr
Lot A....	1,633	1,765	0,080	1,741	—0,013
Lot B....	1,682	1,702	0,012	1,734	+0,018

Respiration.

	Lot A.		Lot B.	
	Avant le changement de concentration.	Après l'augmentation de concentration.	Avant le changement de concentration.	Après la diminution de concentration.
	c. c.	c. c.	c. c.	c. c.
CO^2 gr.-heure..	0,273	0,414	0,385	0,463
O gr.-heure....	0,417	0,583	0,512	0,599
$\frac{CO^2}{O}$	0,65	0,71	0,75	0,77

CHAPITRE VI

Examen et discussion des résultats

Examinons maintenant les expériences de chacun des chapitres précédents et voyons les conclusions qui en découlent.

I — *Influence des solutions sucrées de concentration croissant de 0 à 10 p. 100.*

Nous étudierons successivement les résultats de nos expériences sur les bourgeons étiolés de fève et sur les embryons de haricot.

A. — Bourgeons étiolés de fève.

a) *Accroissement des cellules sur les solutions.* — Toutes nos expériences sont nettement concordantes. La croissance des cellules sur les solutions sucrées est d'autant plus faible que leur concentration est plus élevée. Ce résultat s'explique aisément si l'on considère que la pénétration de l'eau des solutions dans les cellules, qui détermine leur accroissement de turgescence et de volume, est d'autant plus faible que la pression osmotique de la solution est plus élevée, c'est-à-dire sa concentration plus forte.

Il est à remarquer que les sucres de même groupe chimique, qui, à égalité de concentration, possèdent la même pression osmotique, n'exercent pas cependant la même action retardatrice sur la croissance. Si l'on compare, en effet, les expériences 1, 2, 5 d'une part, et 6 et 7 d'autre part, qui ont été faites à des températures sensiblement égales, on constate que les solutions

à 10 p. 100 déterminent par rapport à l'eau pure les diminutions de croissance suivantes :

	P. 100.
Saccharose	35
Maltose	49
Lactose	63
Glucose	51
Lévulose	93

Dans le groupe des saccharoses, le maltose exerce donc une action retardatrice plus considérable que le saccharose, et le lactose agit encore plus énergiquement que le maltose.

Dans le groupe des glucoses, c'est le lévulose qui produit la diminution de croissance la plus forte.

b) *Pénétration des sucres dans les cellules.* — L'augmentation, croissante avec la concentration, du poids sec contenu dans un gramme de poids frais indique une pénétration du sucre d'autant plus grande que la solution est plus concentrée. Les divers sucres présentent encore à cet égard des différences très nettes, et la comparaison des accroissements de poids secs sur les solutions à 10 p. 100 montre aisément que le saccharose pénètre plus activement que le maltose et ce dernier que le lactose. Nous avons montré autre part (chap. III) que le glucose l'emporte à ce point de vue sur le lévulose.

Remarquons que ces résultats concordent entièrement avec ceux qui concernent l'accroissement des cellules sur les solutions. On comprend, en effet, qu'à égalité de pression osmotique extérieure, plus un sucre pénètre activement dans la cellule, plus il en augmente la pression osmotique interne et par suite la turgescence et l'accroissement.

c) *Respiration.* — Les résultats de nos expériences sont très concordants. Pour tous les sucres, sauf pour le lactose, le gaz carbonique dégagé et l'oxygène absorbé par gramme-heure, ainsi que le quotient $\frac{CO^2}{O}$ vont en croissant avec la concentration. Les accroissements sont naturellement variables avec les différents sucres, comme le montre le tableau suivant où sont figurés les rapports d'accroissements de 0 à 10 p. 100 de CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$.

Rapports d'accroissements.

	CO^2 gr.-heure.	O gr.-heure.	$\frac{CO^2}{O}$.
Saccharose	1,73	1,28	1,35
Maltose	1,47	1,26	1,16
Lactose	1,05	0,95	1,09
Glucose	1,75	1,32	1,32
Lévulose	1,33	1,10	1,20

Les rapports d'accroissements de O sont toujours moins forts que ceux de CO^2 en raison de l'élévation du quotient $\frac{CO^2}{O}$ avec la concentration. Le tableau précédent montre que, dans chaque groupe de sucres, le rang assigné à un sucre par ses rapports d'accroissements respiratoires est le même que celui qui correspond à son activité de pénétration.

De tous les sucres étudiés, c'est le lactose qui exerce l'influence la plus faible sur la respiration. Il est à remarquer, en effet, que les divers rapports d'accroissements de ce sucre sont tous très voisins de 1. Si l'on examine les expériences qui le concernent, on constate que le volume d'oxygène absorbé à la concentration 1 p. 100 semble très légèrement supérieur à ceux qui correspondent aux autres concentrations. Y a-t-il un optimum d'absorption d'oxygène? Le fait n'a rien d'impossible ; cependant les faibles différences constatées de 0 à 1 p. 100 le laissent douteux et, contrairement à l'opinion que nous avions émise précédemment (1), il nous paraît plus prudent de ne pas être affirmatif sur ce point, et de conclure que le volume d'oxygène absorbé reste sensiblement constant de 0 à 1 p. 100, pour s'abaisser ensuite légèrement avec la concentration.

Il ne faudrait cependant pas tirer de nos expériences sur le lactose la conclusion que ce sucre exerce sur la respiration une influence presque nulle ou même défavorable à l'oxygène absorbé à certaines concentrations (10 p. 100), et nous sommes amenés par là à préciser nettement la portée de nos résultats et l'interprétation qu'il convient de leur attribuer.

Quand, après leur séparation de la plante, on transporte les bourgeons étiolés de fève sur de l'eau distillée, les cellules qui les composent absorbent cette dernière en vertu de la pression

(1) A. Maige et G. Nicolas, Influence de la concentration des solutions de quelques sucres sur la respiration. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXLVII, 1908.

osmotique de leur contenu, et subissent une croissance en volume qui se traduit par l'augmentation du poids frais des bourgeons. A ces phénomènes correspondent, comme nous l'avons montré dans un autre travail (1), des modifications du chimisme cellulaire qui se traduisent par un accroissement de CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$.

Si, au lieu de porter les bourgeons sur l'eau distillée, on les place sur une solution sucrée, la pénétration de l'eau dans la cellule et la croissance de celle-ci sont moindres, en même temps que le sucre pénètre plus ou moins activement dans la cellule, suivant sa nature et suivant sa concentration. Il en résulte que les cellules placées sur des solutions sucrées présentent, vis-à-vis de celles portées sur l'eau pure, des différences dans les réactions chimiques intracellulaires qui se traduisent, en particulier, dans les échanges gazeux respiratoires.

Pour les sucres qui ont une activité de pénétration suffisante, c'est-à-dire pour tous, sauf le lactose, l'action favorable à CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$ produite par le sucre est prépondérante, et l'on constate des valeurs de CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$ plus élevées dans les lots cultivés sur les solutions sucrées que dans ceux qui ont été portés sur l'eau pure ; mais dans le cas du lactose, dont la puissance de pénétration est faible, il n'en est pas de même : l'influence favorable exercée par le sucre est en quelque sorte balancée par l'action contraire due à l'amoindrissement de la turgescence et au retard de croissance, et CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$ gardent à peu près les mêmes valeurs dans les lots cultivés sur l'eau distillée et sur les solutions de ce sucre.

Telle est l'interprétation de nos résultats qui nous paraît la plus rationnelle et la plus conforme aux faits. Elle est confirmée d'ailleurs entièrement par nos expériences sur l'influence des augmentations brusques de concentration.

(1) A. Maige et G. Nicolas, Recherches sur l'influence des variations de la turgescence sur la respiration de la cellule. *Rev. Gén. Bot.*, 1910.

On peut constater, en effet, dans celles de ces expériences où l'accroissement de concentration laisse le volume de la cellule sensiblement constant, c'est-à-dire dans les cas où la pénétration plus active du sucre intervient seule, que CO^2, O, et $\frac{CO^2}{O}$ possèdent après l'accroissement de concentration une valeur plus élevée, et le fait est aussi net pour le lactose que pour les autres sucres.

B. — Embryons de haricot.

Les résultats fournis par chacun des sucres pris séparément confirment ceux que nous avons obtenus dans l'étude de la fève.

Pour chacun des sucres, on constate, lorsque la concentration varie de 0 à 10 p. 100, que :

1° L'accroissement de volume des cellules est d'autant plus faible ou la plasmolyse d'autant plus forte que la concentration est plus élevée ;

2° L'augmentation de poids sec par gramme de poids frais, c'est-à-dire l'activité de la pénétration, croît avec la concentration ;

3° CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$ vont sans cesse en croissant avec la concentration.

Il n'est pas possible d'établir une comparaison entre les divers sucres comme nous l'avons fait pour la fève. Dans le cas de cette plante, en effet, les cellules transportées sur les solutions sucrées ont, en raison de leur forte pression osmotique interne, continué toujours à s'accroître et se sont ainsi trouvées, dans toutes les expériences, dans des conditions physiologiques semblables (croissance) qui permettaient de les comparer entre elles. Dans le haricot, les cellules, par suite de la faible pression osmotique du suc cellulaire, se sont comportées tout différemment : tantôt elles se sont accrues, tantôt elles ont subi une plasmolyse, plus ou moins accentuée, à partir d'une concentration variable avec le sucre expérimenté. Elles se sont donc trouvées, d'une expérience à l'autre, dans des conditions physiologiques trop différentes pour qu'une comparaison utile pût être tentée entre leurs respirations. Ainsi, dans l'expérience sur le saccha-

rose, les cellules se sont trouvées, de 0 à 10 p. 100, à l'état de plasmolyse ; dans celle sur le maltose elles sont restées presque jusqu'au bout en état de croissance, et dans celle sur le lactose elles se sont accrues de 0 à 5 p. 100, et ont été assez fortement plasmolysées de 5 p. 100 à 10 p. 100.

Toutefois il est possible de dégager de certaines des expériences quelques remarques intéressantes en comparant, chez un même sucre, l'influence des concentrations qui permettent l'accroissement de la cellule à l'action de celles qui en déterminent la plasmolyse.

La comparaison est possible chez le lévulose et chez le lactose entre les concentrations, les unes inférieures, les autres supérieures à 5 p. 100 ; elle ne l'est pas pour les autres sucres où, dans nos expériences, les deux périodes d'accroissement cellulaire et de plasmolyse ne sont pas nettement tranchées.

Pour comparer l'influence de la concentration dans ces deux périodes, nous allons examiner comment, dans chacune d'elles, une augmentation de 1 p. 100 de la teneur en sucre accroît en moyenne le dégagement du gaz carbonique et l'absorption de l'oxygène. En prenant les différences entre les volumes de gaz carbonique et d'oxygène correspondant aux concentrations de 10 p. 100 et 5 p. 100 et en divisant par 5 les chiffres obtenus, nous aurons les volumes moyens dont s'accroissent CO^2 et O quand on augmente de 1 p. 100, pendant la période de plasmolyse, la teneur en sucre de la solution sur laquelle sont cultivées les cellules. Pour obtenir les nombres correspondants pendant la période de croissance il nous faudra prendre les solutions de 1 p. 100 et 5 p. 100 et non l'eau distillée et la solution à 5 p. 100 et diviser par 4 afin que les points de départ soient comparables et correspondent, de part et d'autre, à des cellules déjà cultivées sur une solution du sucre étudiée.

Voici les résultats obtenus :

Accroissement moyen	Lactose. 1 à 5 p. 100.	Lactose. 5 à 10 p. 100.	Lévulose. 1 à 5 p. 100.	Lévulose. 5 à 10 p. 100.
CO^2 gr.-heure....	0,003	0,019	0,017	0,031
O gr.-heure......	0,002	0,027	0,016	0,025

On peut constater que l'accroissement de CO^2 et O, par augmentation de 1 p. 100 de la teneur en sucre de la solution, est

bien plus élevé pendant la période de plasmolyse que pendant celle de croissance. Ce contraste s'explique facilement si l'on examine de près les phénomènes. Pendant la première période, en effet, la pression osmotique de la solution, en retardant la croissance, exerce une action défavorable, que vient *diminuer* l'influence favorable à CO^2 et O produite par la pénétration du sucre dans la cellule, tandis que, dans la seconde, l'action de la plasmolyse vient *s'ajouter* à celle de la pénétration du sucre, et les deux facteurs agissent simultanément pour déterminer l'augmentation de CO^2 et O. Dans le cas de nos expériences sur le maltose et le saccharose, la même différence d'action n'existe pas entre les solutions allant de 1 à 5 p. 100 et celles comprises entre 5 et 10 p. 100, et l'accroissement de CO^2 et O, avec l'augmentation de 1 p. 100 de la concentration, suit une marche toute différente.

	Maltose.		Saccharose.	
Accroissement moyen.	1 à 5 p. 100.	5 à 10 p. 100.	1 à 5 p. 100.	5 à 10 p. 100.
CO^2 gr.-heure....	0,013	0,005	0,010	0,003
O gr.-heure......	0,012	0,003	0,008	0,003

L'accroissement est au contraire plus faible pendant la deuxième période que pendant la première, ce qui peut s'expliquer par cette hypothèse assez vraisemblable que la pénétration de nouvelles quantités de sucre dans la cellule produit d'autant moins d'effet que celle-ci en contient davantage.

II. — *Influence comparée des solutions sucrées d'égale concentration (10 p. 100).*

Nous avons déjà abordé cette étude dans l'examen des résultats fournis par l'influence des solutions de concentration variant de 0 à 10 p. 100 sur les cellules de fève. Le parallélisme des résultats que nous avons obtenus entre les activités de pénétration des divers sucres, les rapports d'accroissements du volume des cellules sur les solutions, et ceux des coefficients respiratoires CO^2, O, $\frac{CO^2}{O}$, suggère l'idée que, dans chacune des deux séries de sucre, l'action de la substance sucrée sur la respiration et la croissance cellulaires varie en raison directe de sa puissance de pénétration. Il est à remarquer toutefois que les expériences du

chapitre II n'ont pas été faites dans des conditions rigoureusements comparables : les températures n'ont pas été absolument identiques d'une expérience à l'autre, et les bourgeons utilisés, ayant été prélevés sur des lots développés à l'obscurité successivement, pouvaient être d'âges différents. Il était donc indispensable de contrôler les résultats obtenus dans le chapitre II en instituant de nouvelles expériences.

Les résultats qu'elles nous ont fournis les confirment entièrement : d'une part, le saccharose pénètre plus activement que le maltose, et celui-ci que le lactose, et, d'autre part, le glucose se montre supérieur à ce point de vue au lévulose. Dans chaque série de sucres, l'influence sur la croissance cellulaire et sur les coefficients respiratoires est en raison directe de la puissance de pénétration du sucre considéré.

Si nous faisons la moyenne des chiffres fournis par les expériences (la température ayant peu varié de l'une à l'autre), afin d'atténuer les erreurs dues aux différences que présentent, dans une même expérience, les différents lots, si comparables soient-ils, nous obtenons le tableau suivant qui met bien en évidence les résultats :

	Variat. de volume des cellules sur les solutions (accroiss. de poids frais par gr.).	Accroissement de poids sec par gr. de poids frais.	CO^2 gr.-h.	O gr.-h.	$\frac{CO^2}{O}$.
Eau distillée.......	0,141	»	0,253	0,510	0,49
Saccharose 10 p. 100.	0,098	0,030	0,342	0,565	0,60
Maltose 10 —	0,057	0,019	0,301	0,539	0,55
Lactose 10 —	0,028	0,015	0,228	0,437	0,52
Glucose 10 —	0,035	0,025	0,349	0,579	0,60
Lévulose 10 —	— 0,006	0,018	0,297	0,519	0,57

Les différences dans l'activité de pénétration permettent d'expliquer les résultats fournis par chaque groupe de sucres, mais il n'en est plus ainsi si l'on compare les deux groupes entre eux. Le glucose, bien que diffusant dans la cellule en moindre quantité que le saccharose, exerce une action au moins égale à ce dernier sur les coefficients respiratoires CO^2, O, $\frac{CO^2}{O}$. Pour expliquer ce résultat nous sommes conduits à admettre qu'après leur entrée dans la cellule les deux sucres n'exercent pas la même action sur les réactions chimiques qui aboutissent au

dégagement de CO^2 ou qui règlent l'absorption de l'oxygène.

En d'autres termes, chaque sucre, en dehors de l'influence qu'il doit à son activité de pénétration et à son action osmotique s'il s'agit de sucres de groupe chimique différent, posséderait également une action spécifique propre sur le chimisme des phénomènes respiratoires. Pour les sucres du même groupe chimique, cette action spécifique serait (au moins pour les sucres étudiés) peu différente et l'influence sur la respiration des sucres d'un même groupe varierait ainsi comme leur activité de pénétration; mais pour les sucres de groupes chimiques distincts, les différences d'action spécifique seraient beaucoup plus considérables et pourraient masquer dans les comparaisons l'influence que le sucre doit à son activité de pénétration. Cette double et même triple action des substances organiques sur le chimisme respiratoire de la cellule ressort des plus nettement lorsque l'on compare l'action des sucres à celle de substances chimiques, comme la glycérine, qui sont de constitution chimique très différente et qui possèdent une action spécifique bien distincte, ainsi que nous l'avons montré dans un article antérieur (1).

III. — *Influence des concentrations supérieures à 10 p. 100.*

A. — Bourgeons étiolés de Fève.

La pénétration du sucre continue à augmenter lorsque la concentration devient de plus en plus grande et la croissance cellulaire diminue au contraire de plus en plus, jusqu'à devenir complètement nulle ou même à faire place à une plasmolyse croissante. Ces phénomènes ne sont que la prolongation de ceux que nous avions observés pour les concentrations variant de 0 à 10 p. 100. Mais il n'en est pas de même si nous examinons les coefficients respiratoires. On constate qu'aux fortes concentrations CO^2 et O s'abaissent, présentant ainsi une valeur optimum pour les concentrations voisines de 15 ou 20 p. 100. Cette diminution ne se manifeste pas chez le quotient respiratoire, qui continue à s'accroître pour demeurer ensuite sensiblement constant.

(1) A. Maige et G. Nicolas, Influence comparée de quelques substances organiques sur la respiratien. *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de l'Afrique du Nord*, 1910.

L'optimum de CO^2 et O s'explique par la concentration trop grande du suc cellulaire, que déterminent la pénétration très active du sucre aux concentrations élevées et la plasmolyse qui souvent l'accompagne. Nous avons montré, en effet, dans nos expériences sur l'action des variations de la turgescence sur la respiration (1), qu'au delà d'une certaine limite la concentration du suc cellulaire exerce une influence défavorable sur le chimisme respiratoire et détermine un abaissement de CO^2 et O.

Les expériences 23, 24 et 25 font voir nettement les différentes phases des variations de CO^2 et O avec la concentration. Dans l'expérience 23, l'accroissement de concentration du suc cellulaire, produit par le transport pendant deux heures des cellules d'une solution à 10 p. 100 de glucose sur une solution à 40 p. 100, détermine encore un accroissement de CO^2 en laissant O constant. Dans l'expérience 24, nous allons plus loin, et nous constatons que CO^2 reste constant et que O s'abaisse. Enfin, dans l'expérience 25, nous sommes complètement dans la phase décroissante et nous constatons une diminution simultanée de CO^2 et O.

Ces expériences montrent que CO^2 s'abaisse à partir d'une concentration plus élevée que O et par suite que l'optimum de O précède celui de CO^2 lorsque la concentration augmente.

Il est aussi à remarquer que, dans toutes ces expériences, $\frac{CO^2}{O}$ continue à s'élever alors même que CO^2 et O s'abaissent. Ce fait conduit à penser que l'optimum de $\frac{CO^2}{O}$, s'il existe, doit se présenter à une concentration encore plus élevée que celle de l'optimum de CO^2, et si nous ne l'avons pas observé dans nos expériences, cela tient peut-être à ce que nous n'avons pas opéré sur des concentrations assez fortes.

B. — Embryons de Haricot.

Les résultats de nos expériences rapprochés de ceux du chapitre II montrent nettement l'existence d'un optimum de

(1) *Loc. cit.*

CO^2 et O voisin de 15 p. 100 pour le saccharose et de 10 p. 100 pour le glucose et le lévulose. Mais nous constatons de plus ici, chez le glucose et le lévulose, et d'une manière particulièrement nette chez ce dernier sucre, l'existence d'un optimum du rapport $\frac{CO^2}{O}$ à une concentration voisine de 20 p. 100.

Les expériences 29 et 30 font voir la marche des variations des divers coefficients respiratoires.

Dans l'expérience 29, O s'abaisse tandis que CO^2 reste encore constant lorsque la concentration croît, ce qui montre que l'optimum de O doit précéder celui de CO^2, ainsi que nous l'avons déjà constaté chez la fève. L'expérience 30 montre que $\frac{CO^2}{O}$ continue d'abord à s'accroître alors que CO^2 et O diminuent, mais que ce rapport s'abaisse ensuite aux concentrations très élevées. Cette expérience nous confirme l'existence d'un optimum du quotient respiratoire se manifestant à une concentration plus élevée que celui de CO^2 et de O.

Les résultats fournis par le haricot confirment donc, relativement à CO^2 et O, ceux que nous avons obtenus sur la fève et les complètent en ce qui concerne $\frac{CO^2}{O}$. L'optimum de CO^2 et O relève de la même explication ; quant à celui de $\frac{CO^2}{O}$, il est bien difficile d'en donner une interprétation, même hypothétique, étant donnée l'incertitude qui existe sur la signification exacte de ce rapport. Il nous paraît cependant assez naturel d'admettre que l'abaissement de ce rapport, à partir d'une certaine concentration, se traduit par une évolution du chimisme respiratoire de la cellule assez différente de celle qui correspondait auparavant à sa croissance et que, par suite, l'optimum de ce rapport correspond à des changements assez profonds dans la physiologie respiratoire de la cellule, sans que l'on puisse d'ailleurs rien préjuger de la nature de ces modifications.

Il existe donc, lorsqu'une cellule se trouve soumise à l'action de solutions sucrées de concentrations croissantes, trois concentrations critiques correspondant à des modifications assez profondes

dans l'évolution du chimisme respiratoire : la première est marquée par l'optimum de O, la seconde par celui de CO^2 et la troisième par celui de $\frac{CO^2}{O}$.

IV. — *Influence des variations brusques de concentration.*

Dans nos expérience du chapitre IV, nous avons eu l'occasion d'aborder incidemment (Expériences 23, 24, 25, 29, 30), l'étude de l'influence d'une augmentation brusque de concentration. Les résultats de ces expériences, joints à ceux du chapitre V, montrent qu'un accroissement de concentration peut déterminer une variation positive, nulle ou négative de CO^2 et O. Cette diversité d'action était d'ailleurs à prévoir d'après les résultats que nous avons obtenus sur l'influence des concentrations progressivement croissantes.

Trois cas principaux peuvent se présenter, en effet, et se sont trouvés réalisés dans nos expériences :

1° Les deux concentrations sur lesquelles on opère sont toutes deux inférieures aux optima de CO^2 et O ;

2° L'une des concentrations est inférieure et l'autre supérieure ;

3° Les deux concentrations sont supérieures.

Nous avons étudié à fond, et pour tous les sucres, le premier cas, qui n'avait fait l'objet d'aucune recherche antérieure, et nous avons constaté d'une manière constante une élévation de CO^2 et de O. Cet accroissement s'explique tout naturellement, si l'on considère que, dans ces conditions, le changement de concentration détermine deux phénomènes favorables aux coefficients respiratoires :

1° Une plasmolyse légère ;

2° Une pénétration plus active du sucre dans la cellule.

Dans le deuxième cas, le raisonnement permet de prévoir que les résultats varieront avec la valeur plus ou moins élevée de la deuxième concentration par rapport aux optima et la durée du séjour sur la deuxième solution, et que l'on pourra obtenir soit un accroissement de CO^2 et de O ou de CO^2 seul (Expérience 23), soit une diminution de CO^2 et de O (Expérience 25

ou de O seul (Expérience 24). Ce cas s'est trouvé aussi réalisé dans l'une des expériences de Palladine et de Komleff (1) (1 p. 100 sur 30 p. 100, optimum 5 p. 100), où il s'est traduit par un abaissement de CO^2.

Dans le troisième cas, la culture sur une solution d'une concentration encore plus éloignée de l'optimum ne peut que provoquer une diminution de CO^2 et O (Expérience 30). C'est ce qui s'est trouvé réalisé constamment dans les expériences de Palladine et de Komleff (5 p. 100 sur 20 p. 100, 20 p. 100 sur 35 p. 100, 35 p. 100 sur 50 p. 100, 15 p. 100 sur 25 p. 100, 25 p. 100 sur 50 p. 100, optimum 5 p. 100), et c'est là évidemment la raison pour laquelle les recherches de ces physiologistes n'ont pas mis en évidence la diversité d'action, que produit sur la respiration de la cellule l'augmentation brusque de concentration des solutions.

Les mêmes considérations peuvent s'appliquer au quotient respiratoire, et on peut distinguer de même trois cas suivant la position des concentrations étudiées vis-à-vis de l'optimum de ce quotient. Dans les expériences du chapitre IV, les concentrations sur lesquelles nous avons opéré se sont toujours trouvées bien inférieures à cet optimum (voisin de 20 p. 100 pour les cellules de haricot cultivées sur les solutions de glucose ou de lévulose, et supérieur à 25 p. 100 pour le saccharose) et nous avons constaté un accroissement constant de $\frac{CO^2}{O}$; mais dans l'expérience 30, nous nous sommes trouvés dans un autre cas : la concentration de 40 p. 100 de glucose est très supérieure à la concentration optima, et celle de 20 p. 100 en est voisine. L'expérience a montré que si un séjour de deux heures sur la solution à 40 p. 100 détermine un accroissement de $\frac{CO^2}{O}$ (ce qui indique en particulier que la concentration de 20 p. 100 était un peu inférieure à l'optimum), un nouveau séjour de cinq heures sur la même solution détermine un abaissement de ce rapport.

Le passage d'une solution concentrée à une solution étendue

(1) Palladine et Komleff, *loc. cit.*

se réduit en somme, physiologiquement, à une simple augmentation de turgescence, et détermine les mêmes effets, c'est-à-dire un accroissement général des coefficients respiratoires CO^2, O et $\frac{CO^2}{O}$. Il n'y a pas lieu évidemment de se préoccuper ici de la position des concentrations choisies, par rapport aux concentrations optima ; nos expériences ont porté sur des concentrations au plus égales à 10 p. 100, mais Palladine et Komleff, qui ont opéré sur des concentrations élevées (30 p. 100 sur 1 p. 100, 20 p. 100 sur 5 p. 100, 35 p. 100 sur 20 p. 100, 50 p. 100 sur eau), sont arrivés aux mêmes résultats en ce qui concerne CO^2 dégagé (dont ils se sont préoccupés seulement dans leur travail).

Il est encore à remarquer que le transport d'une solution concentrée sur une solution étendue, en déterminant la pénétration de l'eau dans la cellule, produit une dilution du suc cellulaire dont l'action tend à abaisser les coefficients respiratoires. Si nous n'avons jamais observé de diminution de ces coefficients au cours de nos expériences, cela prouve que l'influence défavorable dont nous venons de parler a été constamment dominée par l'action contraire des phénomènes chimiques en rapport avec l'accroissement de turgescence et la croissance de la cellule qui en résulte.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

Les résultats de la discussion qui précède peuvent être résumés succinctement ainsi qu'il suit :

1° L'influence d'une solution sucrée sur la cellule se traduit : 1° par une action osmotique retardatrice de la croissance ou plasmolysanie ; 2° par une pénétration plus ou moins active du sucre dans la cellule.

2° Les divers sucres possèdent des puissances de pénétration très différentes ; si l'on compare entre eux les sucres de même groupe chimique, on constate que le saccharose pénètre plus activement que le maltose, et ce dernier que le lactose, et que,

d'autre part, la puissance de pénétration du glucose est supérieure à celle du lévulose.

3° L'action osmotique d'un même sucre (retard de croissance ou plasmolyse) et sa pénétration vont sans cesse en croissant avec la concentration.

4° L'action osmotique des solutions également concentrées de sucres d'un même groupe chimique varie en raison inverse de la puissance de pénétration de chaque sucre : le lactose exerce une action osmotique plus forte que le maltose, et ce dernier que le saccharose, et, d'autre part, l'action osmotique du lévulose est supérieure à celle du glucose.

5° Tous les sucres, après leur pénétration dans la cellule, modifient le chimisme respiratoire de celle-ci en déterminant un accroissement des coefficients respiratoires CO^2 gramme-heure, O gramme-heure, $\frac{CO^2}{O}$.

6° L'influence de chaque sucre sur la respiration de la cellule dépend : 1° de sa puissance de pénétration ; 2° de son action osmotique ; 3° de son action spécifique propre sur le chimisme respiratoire de la cellule. Les sucres de même groupe chimique (saccharose, maltose, lactose d'une part, glucose, lévulose d'autre part) semblent posséder des actions spécifiques peu différentes et leur influence, à égalité de concentration, est en raison directe de leur activité de pénétration : le saccharose agit plus activement que le maltose, et ce dernier que le lactose, le glucose que le lévulose.

7° Si l'on fait agir sur la cellule des solutions sucrées de concentration progressivement croissante, on constate qu'il existe pour chaque coefficient respiratoire une valeur optimum au delà de laquelle tout accroissement de concentration provoque la diminution de ce coefficient. La concentration correspondant à l'optimum de $\frac{CO^2}{O}$ est bien plus élevée que celle qui correspond à celui de CO^2 ; cette dernière est voisine de celle de O et lui est légèrement supérieure.

8° Dans l'influence, sur la cellule, des solutions sucrées de concentration progressivement croissante deux périodes sont à distinguer, au point de vue du mécanisme physiologique de leur

action : 1° la période où la cellule continue à s'accroître ; 2° celle où la cellule est plasmolysée.

Pendant la première période, l'évolution des coefficients respiratoires avec la croissance de la concentration résulte de l'action de deux facteurs antagonistes :

a. L'augmentation du retard dans la croissance, qui tend à diminuer CO^2, O, et $\frac{CO^2}{O}$;

b. L'activité plus grande de la pénétration du sucre, qui tend à accroître, au contraire, ces mêmes coefficients.

L'influence du deuxième facteur prévaut d'ordinaire et l'on constate un accroissement très net de CO^2, O, $\frac{CO^2}{O}$, sauf pour le lactose, sucre de faible pénétration qui ne détermine que des variations des coefficients respiratoires faibles, même nulles, et parfois négatives pour certains d'entre eux.

Pendant la deuxième période, l'évolution des coefficients respiratoires résulte de l'action de deux facteurs agissant dans le même sens sur chacun d'eux :

a. L'accroissement de la plasmolyse, qui augmente la concentration du suc cellulaire ;

b. L'augmentation de la pénétration du sucre.

L'action de ces facteurs est favorable pour chaque coefficient respiratoire jusqu'à son optimum puis défavorable au delà.

Il en résulte que l'évolution des coefficients respiratoires peut être très différente pendant les deux périodes.

9° Si l'on fait varier brusquement la concentration de la solution sucrée sur laquelle est cultivée la cellule, on observe des modifications diverses des coefficients respiratoires.

La diminution de concentration agit comme une augmentation de turgescence et détermine une élévation de CO^2, O, $\frac{CO^2}{O}$.

L'augmentation de concentration produit des effets divers suivant la position des concentrations étudiées par rapport aux optima de CO^2, O, $\frac{CO^2}{O}$:

a. Si les deux concentrations sont inférieures aux concen-

trations optima de O et CO^2, on constate un accroissement général des coefficients respiratoires.

b. Si les deux concentrations sont supérieures aux optima de O et CO^2, on constate une diminution de O et CO^2 accompagnée, suivant la valeur plus ou moins élevée de la deuxième concentration, d'un accroissement ou d'une diminution de $\frac{CO^2}{O}$.

c. Si l'une des concentrations est inférieure et l'autre supérieure aux optima de O et CO^2, les résultats varient et, suivant les cas, on peut observer, soit un accroissement de CO^2 et O ou de CO^2 seul, soit un abaissement des mêmes coefficients, ainsi qu'une variation, soit positive, soit négative, de $\frac{CO^2}{O}$.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

10916-10. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

TRAITÉ D'HISTOLOGIE

PAR

A. PRENANT
Professeur à la Faculté de Paris.

P. BOUIN
Professeur à la Faculté de Nancy.

L. MAILLARD
Chef des travaux de Chimie biologique à la Faculté de Paris.

Vient de paraître :

TOME II ET DERNIER

Histologie et Anatomie microscopique

1 *vol. gr. in*-8° *de* XL-1.199 *pages, avec* 572 *fig. dont* 31 *en plusieurs couleurs.* **50** fr.

Déjà publié :

TOME I

Cytologie générale et spéciale

1 *vol. gr. in*-8° *de* 977 *pages, avec* 791 *fig. dont* 172 *en plusieurs couleurs.* **50** fr.

Il manquait en France, et même à l'étranger, un ouvrage didactique d'histologie harmonieusement proportionné et d'architecture moderne. Sans avoir, malgré le nombre imposant de ses pages, la prétention d'être complet, de signaler tous les détails, de citer toutes les opinions, ce *Traité d'Histologie* peut à bon droit prétendre à être un exposé panoramique de la science histologique tout entière, où les questions sont traitées avec le souci de la perspective de l'ensemble. Il se distingue des ouvrages classiques similaires par l'introduction de chapitres entiers qui ne trouvent habituellement pas place dans un livre d'histologie, ainsi que par le grand nombre et la perfection des figures en noir et en couleurs. Il doit correspondre dans la bibliothèque du savant et de l'étudiant aux grands traités d'Anatomie et de Physiologie de Poirier-Charpy-Nicolas et de Morat-Doyon.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

9465-10. — Corbeil. Imprimerie Crété.


New York Botanical Garden Library
3 5185 00260 2470

